Série A, N° 1098
N° d'ordre 1951

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

F. GRANEL

1re THÈSE. — LA PSEUDOBRANCHIE DES POISSONS

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

1° PHYLLOPODES : ORGANISATION, DÉVELOPPEMENT ET CLASSIFICATION.

2° CYTOLOGIE DES CHAMPIGNONS.

Soutenues le 16 Juin 1927, devant la Commission d'examen.

MM. WINTREBERT... *Président.*
HÉROUARD..... } *Examinateurs.*
GUILLIERMOND. }

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VIe

1927

Série A, N° 1098
N° d'ordre 1951

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

F. GRANEL

1re THÈSE. — LA PSEUDOBRANCHIE DES POISSONS

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

1° PHYLLOPODES : ORGANISATION, DÉVELOPPEMENT ET CLASSIFICATION.

2° CYTOLOGIE DES CHAMPIGNONS.

Soutenues le 16 Juin 1927, devant la Commission d'examen.

MM. WINTREBERT... *Président.*
HÉROUARD..... } *Examinateurs.*
GUILLIERMOND. }

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VIe

1927

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen . . . . . C. Maurain, *Professeur*, Physique du globe.
Doyens honoraires . . P. Appell, M. Molliard.

Professeurs honoraires.
P. Puiseux.
V. Boussinesq.
A. Joannis.
H. Le Chatelier.
H. Lebesgue.
A. Fernbach.
A. Leduc.
G. Sagnac.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Professeurs . . . . .
E. Picard . . . . . Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. Kœnigs . . . . . Mécanique physique et expérimentale.
E. Goursat . . . . . Calcul différentiel et calcul intégral.
P. Janet . . . . . Électrotechnique générale.
F. Wallerant . . . Minéralogie.
H. Andoyer . . . . Astronomie.
P. Painlevé . . . . Mécanique analytique et Mécanique céleste.
E. Haug . . . . . Géologie.
Gabriel Bertrand . . Chimie biologique.
Mme P. Curie . . . . Physique générale et radioactivité.
M. Caullery . . . . Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. Chabrié . . . . . Chimie appliquée.
G. Urbain . . . . . Chimie minérale.
Émile Borel . . . . Calcul des probabilités et Physique math.
L. Marchis . . . . . Aviation.
Jean Perrin . . . . Chimie physique.
Rémy Perrier . . . Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. Abraham . . . . Physique
M. Molliard . . . . Physiologie végétale.
E. Cartan . . . . . Géométrie supérieure.
L. Lapicque . . . . Physiologie générale.
E. Vessiot . . . . . Théorie des groupes et calcul des variations.
A. Cotton . . . . . Physique générale.
J. Drach . . . . . Application de l'analyse à la géométrie.
Charles Fabry . . . Physique.
Charles Pérez . . . Zoologie.
Léon Bertrand . . . Géologie appliquée et géologie régionale.
R. Lespieau . . . . Théories chimiques.
E. Rabaud . . . . . Biologie expérimentale.
P. Portier . . . . . Physiologie comparée.
É. Blaise . . . . . Chimie organique.
P. A. Dangeard . . . Botanique.
P. Montel . . . . . Mécanique rationnelle.
P. Wintrebert . . . Anatomie et histologie comparées.
O. Duboscq . . . . . Biologie maritime.
G. Julia . . . . . Mathématiques générales.
A. Job . . . . . Chimie générale.
A. Mailhe . . . . . Étude des combustibles.
L. Lutaud . . . . . Géographie physique.
Eugène Bloch . . . Physique théorique et physique céleste.

E. Hérouard . . Zoologie.
E. Péchard . . . Chimie (Enseig^t P. C. N.).
V. Auger . . . . Chimie analytique.
M. Guichard . . Chimie minérale.
A. Guillet . . . Physique.
C. Mauguin . . . Minéralogie.
L. Blaringhem . Botanique.
A. Michel-Lévy. Pétrographie.
A. Dereims . . . Géologie.
R. Dongier . . . Physique du globe.
A. Denjoy . . . . Calcul différentiel et intégral.
H. Bénard . . . . Physique (P. C. N.).

E. Darmois . . . . Physique.
G. Bruhat . . . . Physique.
H. Mouton . . . . Chimie physique.
L. Joleaud . . . Paléontologie.
M. Javillier . . Chimie biologique.
A. Dufour . . . Physique (P. C. N.).
F. Picard . . . . Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Robert-Lévy . . . Zoologie.
L. Dunoyer . . . Optique appliquée.
A. Guilliermond. Botanique (P. C. N.).
A. Debierne . . . Radioactivité.

Secrétaire . . . . . Daniel Tombeck.

AVANT-PROPOS

Je dédie ce travail à mon Maître M. le Pr **Vialleton**. Il m'en a inspiré le sujet ; il a suivi mes recherches en me guidant de sa haute direction avec une bienveillance extrême et en me faisant largement bénéficier de sa connaissance approfondie de la question des arcs branchiaux. Je ne saurais trop exprimer au début de ces pages, la reconnaissance et le respectueux attachement que j'ai pour un tel Maître.

J'étends mes sentiments de gratitude à MM. les Pr **Crynfeltt, Hedon, Derrien**, à M. le Pr agrégé **Turchini** et à M. le Dr **Parat**, qui se sont intéressés à ce travail, et aussi à M. le Pr **Bataillon** et à M. **Benoit** qui m'ont donné toutes facilités pour travailler à la Station zoologique de Cette.

Je tiens encore à m'acquitter d'une dette de reconnaissance envers M. le Pr **R. J. Terry** de l'Université Washington de Saint-Louis et M. **E. P. Allis** qui, par leurs généreux envois de nombreux exemplaires de Canoïdes, m'ont permis de traiter ce point particulier de mon travail et envers MM. les Pr **Roule** et **Beille** qui m'ont aussi très aimablement donné ou mis à ma disposition certaines espèces rares.

A M. le Pr **Wintrebert** qui m'a fait le grand honneur d'examiner ce travail et d'accepter la présidence de ma thèse, à M. le Pr **Henneguy** qui a bien voulu l'insérer dans les *Archives d'Anatomie microscopiques*, j'adresse aussi l'expression respectueuse de ma bien vive gratitude.

LA PSEUDOBRANCHIE DES POISSONS

par F. GRANEL

Travail du laboratoire d'histologie de la Faculté de médecine de Montpellier.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

En 1782, dans la première décade de son *Ichthyologie*, **P. M. Auguste Broussonet** mentionnait, dans les diagnoses de certaines espèces étudiées par lui, un organe situé dans la partie craniale de la cavité branchiale, composé d'un certain nombre de lamelles comparables à celles qui existent dans les branchies vraies et qu'il dénommait *pseudobranchie.* Il ne donnait à ce moment aucun détail sur cet organe et sur sa signification. Quelques années plus tard, en 1785, dans son Mémoire à l'Académie royale des Sciences (p. 182 et 183), il présentait de la pseudobranchie la description suivante que nous rapportons textuellement parce qu'elle est la première [1] qui ait été donnée de cet organe : « Plusieurs espèces de Poissons sont pourvues d'un organe particulier destiné comme les ouïes à la respiration. Cette partie, qui n'a été décrite par aucun auteur, peut être regardée comme une petite ouïe et elle a rapport en quelque sorte à un lobule des poumons; elle est distincte des ouïes et située dans leur cavité, de chaque côté vers la base des opercules et immédiatement après l'élévation que forment les orbites. Le plus souvent elle décrit un arc; sa longueur varie suivant les différentes espèces : j'en ai vu de plus d'un pouce de long dans plusieurs espèces de *Sparus* et de Perches de grandeur médiocre :

1. D'après **Schneider,** cité par **J. Müller** (1839 p. 42), **Aristote** aurait bien vu la pseudobranchie qu'il désigne comme la plus extérieure, se distinguant des autres, qui sont doubles, par sa simplicité. Mais il est évident que cette simple mention ne confère pas à l'organe un droit de cité comparable à celui qui ressort de la description du savant de Montpellier.

elle est, ainsi que les ouïes, composée de lames rangées en file mais qui vont en décroissant vers les deux extrémités. Ces lames ne sont point, comme dans les ouïes, placées deux à deux, mais simples; leur nombre varie suivant les différentes espèces de Poissons. Dans la Limande, par exemple, j'en ai compté jusqu'à 21; elles ne sont jamais fixées sur un arc osseux; elles forment à leur base une espèce de bourrelet et la membrane qui tapisse l'intérieur de la cavité les recouvre en partie. Les trois branches internes de chaque côté de l'artère branchiale se distribuent aux trois ouïes internes sans fournir aucun rameau considérable; la quatrième qui est la plus externe, donne naissance vers son extrémité à un rameau qui, rétrogradant d'abord un peu, va joindre sur le côté opposé aux ouïes, la petite ouïe que je viens de décrire; elle est surtout très apparente dans les Poissons dont **Artedi** a formé une classe particulière sous la dénomination d'Acanthoptérygiens et qu'il a caractérisée par la présence de quelques rayons épineux aux nageoires. J'en ai fait mention sous le nom de « pseudobranchie » dans les descriptions d'une espèce de Sole, de *Chaetodon* et de *Clupea* que j'ai données dans la première décade de mon Histoire générale des Poissons ».

Cette citation met parfaitement en lumière les caractères essentiels de la pseudobranchie libre, la part que **Broussonet** a eue à sa découverte et les premières espèces dans lesquelles il la signala.

Schneider (1789) suivit presque mot pour mot la description de **Broussonet**, ainsi que le dit **J. Müller** (p. 42) et parla de la pseudobranchie chez plusieurs Poissons sans la rapprocher des formations labyrinthiques de l'*Anabas* qu'il connaissait.

Plus tard, on dénomma branchie accessoire à la fois la pseudobranchie de **Broussonet**, les formations labyrinthiques d'*Anabas* et les appendices arborescents branchiaux d'*Heterobranchus*.

Rosenthal (1812 et 1829), décrivit les pseudobranchies chez divers Poissons.

Von Baer (1827) signala chez *Acipenser sturio* deux branchies accessoires, une grande, operculaire, et une autre petite, située en avant des extrémités dorsales des arcs branchiaux dans une cavité transversale. On sait aujourd'hui que cette dernière seule répond à la pseudobranchie.

Valentin (1831) décrivit de même chez *Lepidosteus* deux branchies accessoires, l'une interne, l'autre externe, mais en donnant à chacune d'elles la même valeur, alors que la dernière seule, comme on le sut plus tard, est respiratoire.

Rathke (1833) donna aussi une description des branchies accessoires d'*Acipenser*; il s'efforça d'apporter des détails anatomiques nouveaux sur la branchie accessoire des Téléostéens en indiquant le nombre de plumes dans différentes espèces, leur étendue, leur support squelettique, et il s'appliqua surtout à faire ressortir la ressemblance générale des feuillets de la branchie accessoire et de ceux des vraies branchies. Il s'attacha à l'étude des vaisseaux en particulier chez les Clupéidés et les Salmonidés, mais, comme le fit remarquer **J. Müller** (1839, p. 43), il méconnut le sens de cette circulation, faisant venir le sang des veines de la tête pour se rendre, après avoir traversé la pseudobranchie, au premier arc respiratoire.

Meckel (1838) étendit les recherches à un plus grand nombre de Poissons et signala la présence de la pseudobranchie dans 44 genres et son absence dans 29.

Lereboullet (1838), dans sa thèse sur « l'Anatomie comparée de l'appareil respiratoire des Vertébrés », considéra aussi la pseudobranchie, conformément à l'opinion courante de son temps, comme un organe respiratoire. Il revint sur la question du support squelettique des rayons de l'organe et nota son absence chez certains Poissons où la membrane branchiale plissée comme à l'ordinaire n'est soutenue que par un cordon ligamenteux (*Cottus groenlandicus*).

Avec **Hyrtl** (1838) et ses travaux sur le système vasculaire, on arrive à une période nouvelle dans l'histoire de la pseudobranchie et qui ouvre la porte aux magnifiques travaux de **J. Müller.** L'auteur fait remarquer, en effet, que le sang de la pseudobranchie vient des veines branchiales et que par conséquent il est artérialisé, de telle sorte que la pseudobranchie ne peut être un organe respiratoire.

En 1839, apparaissent les premiers travaux de **J. Müller** qui ont apporté une contribution extraordinairement importante à l'histoire des pseudobranchies. Quelque temps auparavant, ayant disséqué une Morue fraîche à Haringsdorf, **J. Müller** avait trouvé sous

la muqueuse de la cavité branchiale, entre le palais et l'opercule, un organe rouge foncé, lobulé, dont chaque lobule renfermait des vaisseaux avec une disposition pennée; il le regarda comme une glande vasculaire sanguine, sans canal excréteur. Plus tard, il lui vint à l'idée de rechercher cet organe dans d'autres Poissons et, chez les espèces de Cyprinidés par lesquelles il commença, il ne vit rien de semblable, mais seulement les pseudobranchies ordinaires en forme de lamelles. Mais l'étude de la Tanche vulgaire lui fournit le moyen d'établir un lien entre ces deux formes; chez ce Poisson, la pseudobranchie, examinée à l'œil nu, a l'aspect d'une petite masse glandulaire aplatie et recouverte par la muqueuse mince. Mais à l'examen microscopique, sa masse se résout en plumules correspondant parfaitement à celles des autres Cyprinidés étudiés par lui : même tige cartilagineuse fine dans les plumules, même division des vaisseaux, même parcours des troncs vasculaires. Éclairé par cette étude, il retrouva tous ces éléments dans l'organe glandulaire de la Morue. L'étude de la vascularisation de cet organe aussi bien que celle de la pseudobranchie lamellaire lui montrait des rapports de structure si remarquables qu'il n'avait, disait-il, « aucune honte à déclarer que la structure de la pseudobranchie est parmi les faits les plus merveilleux de l'Anatomie comparée ».

J. Müller distingua dès ce moment deux sortes de pseudobranchies : les pseudobranchies glandulaires, couvertes par la muqueuse et les pseudobranchies lamellaires ou libres. Il étudia 280 genres de Téléostéens et observa que, sur ce nombre, 39 sont dépourvus de pseudobranchie; sur les 241 restant, 43 ont une pseudobranchie cachée ou glandulaire et 198 une pseudobranchie libre ou lamellaire. Pour ce qui a trait à la répartition de la pseudobranchie dans les divers groupes, cet organe se rencontre chez les Acanthoptérygiens d'une façon constante dans les 173 genres examinés par lui. Chez les Malacoptérygiens, il signala son absence dans 34 cas sur 97. Enfin il fit remarquer que la pseudobranchie pouvait avoir une valeur systématique, et permettre de distinguer des sous-groupes dans certains groupes étendus. Ainsi, parmi les Cyprinidés, le genre *Cyprinus* au sens le plus étroit possède une pseudobranchie couverte que l'on ne peut apercevoir dans la cavité operculaire; le genre *Tinca*, une pseudobranchie apparente mais glandulaire,

Labeo une glandulaire et couverte, *Abramis*, *Gobio*, *Leuciscus* une pseudobranchie libre et à plumes comme une branchie. Et il en est de même dans d'autres familles.

Chez les Sélaciens, **J. Müller** rechercha dans plus de 25 espèces l'hémibranchie que l'on trouve dans le canal de l'évent et qui correspond, comme on le sait maintenant, à la pseudobranchie des Téléostéens. Il la trouva dans la plupart d'entre elles, mais nota qu'elle manque chez certaines, par exemple chez *Scymnus lichia* Cuv. à l'état adulte, alors qu'elle existe chez l'embryon. Là où elle existe, la pseudobranchie se rapproche du type libre.

Étudiant les diverses formes de Ganoïdes, sauf *Amia*, il nota la présence ou l'absence de l'évent, distingua la branchie operculaire qu'il regarda à juste titre comme respiratoire, de la branchiole ou branchie accessoire qu'il reconnaît comme une pseudobranchie; il décrit avec exactitude chez *Acipenser* et *Lepidosteus*, la situation respective de la branchie operculaire et de la branchie accessoire et note qu'aucun Poisson osseux ne possède de branchie operculaire.

Après ces données générales sur la présence ou l'absence et sur les formes extérieures de la pseudobranchie, **J. Müller** s'occupe de sa vascularisation et la décrit avec soin; il montre, comme l'avait déjà indiqué **Hyrtl**, que la pseudobranchie est toujours sur le trajet du sang artériel. Il observe chez les Téléostéens trois modalités différentes de cette vascularisation, le vaisseau afférent de la pseudobranchie étant fourni tantôt par une branche dorsale venant du cercle céphalique (*Esox*), tantôt par le prolongement ventral du vaisseau efférent du premier arc (*Salmo*), ou enfin par un tronc commun résultant de l'union de ces deux vaisseaux dorsal et ventral (*Gadus*). Le vaisseau efférent de la pseudobranchie se porte en dedans et donne l'artère grande ophtalmique qui forme généralement le réseau capillaire constituant la glande choroïdienne de l'œil. Ce réseau se rassemble ensuite pour former la veine grande ophtalmique qui se jette dans la veine jugulaire. Ces rapports vasculaires de la pseudobranchie font admettre à **J. Müller** que l'organe joue sans doute un rôle dans la régulation de la pression sanguine oculaire. C'est aussi l'étude de la vascularisation qui amène **J. Müller** à établir les homologies de l'organe dans les différents groupes de Poissons : pour lui, la pseudobranchie des

Téléostéens est la branchie du premier arc ou arc mandibulaire, elle répond à la branchie de l'évent des Sélaciens et à la branchiole des Ganoïdes. Par contre, l'hémibranchie hyoïdienne des Sélaciens, la branchie operculaire des Ganoïdes, représentent la branchie du deuxième arc ou arc hyoïdien qui, chez les Téléostéens, ne porte pas de feuillets respiratoires.

Depuis **J. Müller**, la pseudobranchie a été l'objet de la part de différents chercheurs, d'études que nous allons examiner brièvement. Suivant leur tendance personnelle, et les directions scientifiques du moment où ils écrivaient, ces auteurs ont porté leur attention d'une manière plus spéciale sur la structure histologique de la pseudobranchie, sur sa vascularisation, sur ses homologies ou sur sa signification physiologique.

Hyrtl, en 1858 et en 1872, étudia la circulation pseudobranchiale chez les Sélaciens et donna quelques détails sur lesquels nous renviendrons en traitant de la pseudobranchie de ces animaux.

Riess (1881) décrivit dans les lamelles de la pseudobranchie des Téléostéens le réseau capillaire entrevu par **J. Müller** et montra qu'il est semblable à celui des vraies lamelles branchiales, sans toutefois connaître les différences que la structure histologique de ces réseaux présente avec celle des capillaires ordinaires, différences qu'il était réservé à **Biétrix** de mettre en lumière (1895).

Maurer, en 1884, donna pour la première fois une étude histologique et embryologique de l'organe chez les Téléostéens. Il entrevit, au voisinage des capillaires, de grosses cellules polyédriques à gros noyau clair et nucléole, qui correspondent à ce que nous avons décrit en 1922 sous le nom de cellules pseudobranchiales ou acidophiles. Mais il interpréta mal ces cellules dont il ne rechercha ni l'origine ni les caractères cytologiques et les considéra seulement comme les cellules de l'épithélium branchial plus développé, en raison sans doute de leur fonction nouvelle. Il ne donna pas non plus de détails sur la structure des capillaires.

Par ses recherches histologiques, il établit plus solidement que ne l'avait fait **J. Müller**, l'identité des deux sortes de pseudobranchies faites toutes deux de lamelles identiques au fond et présentant les mêmes parties. Il montra que chez l'embryon d'*Esox*, la pseudobranchie commence par être libre et il donna des figures

pour montrer son recouvrement secondaire par la muqueuse. Se basant sur leur structure branchiale et sur l'absence de canal excréteur, il dénia même aux pseudobranchies couvertes leur valeur glandulaire, commettant ainsi une erreur bien singulière au moment où la notion de glande vasculaire sanguine commençait à être mieux connue, et à prendre l'importance qu'elle a acquise depuis cette époque. Dans ce premier travail, **Maurer** considéra, contrairement à l'opinion de **J. Müller**, la pseudobranchie des Téléostéens comme homologue à l'hémibranchie hyoïdienne des Sélaciens, c'est-à-dire à une branchie de l'arc hyoïdien, en raison de la position qu'elle occupe en dedans de l'hyo-mandibulaire.

R. Wright (1885), **Virchow** (1889), **Goette** (1901), **Moroff** (1902 et 1904), **Mazza** (1906), **Greil** (1907) donnent quelques détails trop spéciaux pour être présentés dans un historique général et qui seront signalés plus loin, à propos des faits auxquels ils se rapportent.

Peu après le travail de **Maurer**, **Dohrn** (1886), étudiant le développement des arcs branchiaux et des vaisseaux céphaliques dans l'embryon de *Trutta*, établit que la pseudobranchie des Téléostéens appartient à la première fente et correspond par conséquent à la branchie de l'évent des Sélaciens, opinion à laquelle se rallie **Maurer** dans un second travail (1888) en se basant surtout sur la disposition des arcs vasculaires.

Grassi (1914), dans ses belles recherches sur les larves des Murénoïdes, fut amené à s'occuper de la pseudobranchie qu'il décrivit dans quelques-unes d'entre elles. Faisant remarquer que la pseudobranchie reçoit du sang veineux venu en grande partie de l'artère hyoïdienne (deuxième arc aortique), il la considéra comme une branchie véritable à laquelle il donna en raison de la précocité de son développement, par rapport aux autres, le nom de *probranchie*. Cet organe n'existe plus chez l'adulte.

En 1922, ayant abordé l'étude de la pseudobranchie dans le groupe des Téléostéens, nous avons apporté les faits suivants : Le premier développement de l'organe chez *Cyprinus carpio* se fait par un bourgeon saillant dans la cavité pharyngienne, composé d'un revêtement épithélial pharyngien et d'un axe mésenchymateux compact, continu avec celui des arcs branchiaux situés

plus caudalement. Par cette situation intrapharyngienne, la première ébauche de la pseudobranchie se rattache donc à la muqueuse entodermique. C'est, comme l'avait déjà dit **Goette** (1901), une *entérobranchie*, l'opposant par ce nom aux branchies vraies qui se forment sur la face externe du pharynx aux dépens de la muqueuse ectodermique. Mais cette opposition est purement topographique, car l'élément de structure le plus important de ces deux formations, à savoir le réseau capillaire, est absolument le même dans les deux organes. Ce réseau se développe dans des lames syncytiales de mésenchyme qui se distinguent du mésenchyme ambiant par la direction de leurs noyaux tous parallèles entre eux, avec leur grand axe perpendiculaire à la lamelle et présentant par là un aspect palissadique. Au début, ces lames sont pleines et de nature syncytiale, bientôt elles se différencient de manière à former deux fines lamelles limitant leurs surfaces parallèles qui sont en outre reliées entre elles par les cellules en pilastres décrites par **Biétrix** (1895) dans les lamelles branchiales vraies. Les pilastres étant assez écartés les uns des autres, les noyaux qui ne font pas partie des pilastres sont employés à la formation de globules rouges en utilisant une faible zone du protoplasme qui les entoure. Les premiers globules rouges ont donc leur grand axe perpendiculaire à celui de la lame et parallèle à celui des pilastres comme l'a représenté **Moroff**, dans le développement des branchies (1902, fig. 22). Comme dans tant d'autres formations sanguines, le contenant et le contenu se forment simultanément par la différenciation sur place d'une seule et même ébauche. En même temps, quelques noyaux situés à la périphérie des lamelles s'entourent d'une partie du protoplasme de celle-ci et constituent la couche d'aspect épithélial de grosses cellules appliquées contre la lame vasculaire et entrevues par **Maurer**. Ces cellules ont donc une origine mésenchymateuse, elles se teignent énergiquement par l'éosine, et comme elles se rencontrent d'une manière habituelle dans les pseudobranchies des Téléostéens, je les ai dénommées cellules pseudobranchiales ou cellules acidophiles.

Ces cellules, réunies avec la lame vasculaire sur laquelle elles sont appliquées, constituent véritablement l'élément structural propre de la pseudobranchie des Téléostéens; je fis remarquer

que les rapports de cet élément avec l'épithélium de surface qui le recouvre plus ou moins directement, sont variables et que, par suite, les pseudobranchies libres ne présentent pas toutes la même structure histologique; j'établis à ce sujet 4 types de pseudobranchies. Chez certaines (*Trachinus*), les lamelles pseudobranchiales se groupent sur un axe longitudinal comme les lamelles branchiales et forment, comme celles-ci, une plume dont chaque barbe libre est séparée de ses voisines, revêtue de l'épithélium qui se moule sur elle et la suit jusque sur sa base. C'est là le type le plus parfait d'une pseudobranchie libre. D'autres fois, l'épithélium ne s'infléchit pas entre chaque barbe, mais recouvre individuellement chaque plume qui reste séparée de sa voisine (*Chrysophrys*). Puis, les plumes se rapprochent les unes des autres et tendent à s'enchevêtrer; l'épithélium alors ne les recouvre plus individuellement, mais passe sur toutes à la manière d'un voile transparent qui laisse bien voir la structure pennée dans la pseudobranchie vue de face, mais qui individualise en quelque sorte les diverses plumes en un organe continu à surface libre lisse (*Phoxinus*).

Cette disposition conduit naturellement à celle des pseudobranchies couvertes (Carpe) dans laquelle toutes les lamelles pseudobranchiales sont enfoncées profondément sous une muqueuse plus ou moins épaisse qui ne permet pas d'apercevoir l'organe sans dissection.

Il y a donc une liaison assez lâche, même dans les pseudobranchies libres, entre l'épithélium de surface et la pseudobranchie proprement dite, caractérisée par sa lamelle vasculaire et l'épithélium acidophile. Cette indépendance me conduisit à critiquer la différence établie par **J. Müller** entre pseudobranchies couvertes et pseudobranchies libres. En réalité, si, comme j'ai essayé de le montrer alors, la lamelle pseudobranchiale avec ses cellules acidophiles est bien l'élément fondamental de l'organe, toutes les pseudobranchies sont couvertes, car les lamelles de l'organe ne viennent jamais au contact direct de l'eau dont elles sont séparées par un épithélium, qui peut même dans certains cas en être largement éloigné par l'interposition d'une quantité plus ou moins abondante de tissu conjonctif.

Au début du développement, les pseudobranchies sont toujours

libres et chacune de leurs lamelles est recouverte d'épithélium jusqu'à sa base comme chez *Trachinus*. Ensuite, les différentes lamelles se rapprochent les unes des autres, tandis que l'épithélium, qui les recouvrait individuellement, se retire à la surface de la plume branchiale. Enfin, les sillons compris entre les différentes plumes s'effacent à leur tour et l'on a une seule plaque continue de plumes pseudobranchiales serrées les unes contre les autres et recouvertes d'un voile épithélial sous lequel peut se glisser une quantité variable de tissu conjonctif, couvrant complètement la pseudobranchie.

Étendant mes recherches sur la pseudobranchie d'autres Poissons, je l'étudiai d'abord chez les Sélaciens (1924) où je décrivis, pour la première fois, à la base des lames constituant la pseudobranchie et qui possèdent généralement un développement considérable contrairement aux lamelles qui diminuent de nombre et de grandeur, un corps vasculaire particulier, c'est-à-dire un système caverneux formé aux dépens du vaisseau afférent de la pseudobranchie pour le détail duquel je renvoie au passage où il sera traité de ces animaux.

A cette époque, **Maffo Vialli** commença à publier une série de recherches sur la pseudobranchie des Poissons. Dans son premier travail (janvier 1924), qui concerne uniquement les Téléostéens, **Vialli** confirme les résultats auxquels j'étais arrivé en 1922 en montrant la présence constante des cellules pseudobranchiales ou acidophiles chez tous les animaux étudiés par lui. Il apporte personnellement quelques données sur l'innervation de la pseudobranchie; nous verrons au cours de ce travail les points de détail sur lesquels son opinion diffère un peu de la nôtre. Dans une seconde note (juillet 1924), il montre l'absence de cellules pseudobranchiales au niveau des lamelles de la pseudobranchie des Sélaciens et d'*Acipenser*.

L'année suivante (1925, A), il signale la présence de cellules acidophiles dans la pseudobranchie d'*Amia* et leur absence dans celle de *Lepidosteus*, ce qui lui permet de distinguer deux groupes de Ganoïdes, ceux comme *Acipenser*, *Lepidosteus*, qui ont une pseudobranchie de Sélacien et ceux comme *Amia* qui en ont une de Téléostéen.

Dans un autre travail (1925 B), il étudie la pseudobranchie

et la branchie operculaire de l'Esturgeon et montre que la structure des lamelles de la première diffère un peu de celle des lamelles branchiales en ce que l'on trouve dans la pseudobranchie deux rangées superposées de noyaux aplatis au-dessus de la lamelle vasculaire, tandis qu'il n'y en a qu'une dans la lamelle branchiale.

Poursuivant toujours mes recherches sur ce même sujet, je publiai au commencement de 1926 deux notes (1926, A et B) développées ultérieurement (mars 1926) dans un Mémoire dactylographié, accompagné de 20 figures, présenté pour l'examen d'agrégation d'histologie.

Dans la première note consacrée à la signification morphologique et fonctionnelle de la pseudobranchie, partant de ce fait acquis, qu'elle est originellement une hémibranchie développée dans la première poche ou évent, même chez les Téléostéens (**Dohrn**), je passe rapidement en revue sa constitution chez les divers Poissons. Chez les Sélaciens, où elle a au début une fonction respiratoire, elle est assez réduite de volume à cause de la réduction plus ou moins marquée de l'évent et de la perte de sa fonction respiratoire. Ses lames et surtout ses lamelles diminuent de nombre. Son vaisseau afférent tire son origine des veines branchiales efférentes et charrie du sang artériel de même que son vaisseau efférent, de telle manière qu'elle est disposée maintenant sur un cercle artériel latéral au cercle céphalique et forme ainsi un réservoir capillaire sur le trajet du sang artériel de la tête.

Les rapports de la pseudobranchie sont au fond les mêmes chez les Téléostéens et les Ganoïdes, mais la disparition plus ou moins complète de l'évent et la formation d'une cavité branchiale sous-operculaire entraînent une grande variété de formes. Chez certains Ganoïdes (*Acipenser*, *Polyodon*) la pseudobranchie est toujours située dans le canal de l'évent où elle se présente sous la forme de lamelles libres. Chez *Amia*, elle est encore rattachée au canal de l'évent, mais le faible dévelopement de ce dernier lui impose une forme spéciale et la contraint de se développer en profondeur, dans une sorte de poche formée par une partie de l'évent évaginée. Chez *Lepidosteus*, la pseudobranchie libre et saillante, se forme à peu de distance de l'orifice pharyngien de l'évent et passe ensuite dans la cavité sous-operculaire par la fente hyo-branchiale. Il

en est de même chez tous les Téléostéens. Nées dans la portion pharyngienne de la première poche qui, du reste, ne tarde pas à s'effacer, les lamelles pseudobranchiales font saillie dans la fente hyo-branchiale et s'étendent bientôt à travers celle-ci sur la paroi craniale de la cavité sous-operculaire et jusque sur l'opercule lui-même. En raison de la forme de cette cavité sous-operculaire, résultant elle-même des rapports de l'appareil branchial avec le crâne, il peut arriver que le territoire sur lequel se développe la pseudobranchie soit séparé secondairement de la cavité sous-operculaire et constitue une petite poche distincte, dans laquelle elle est enfermée et se replie plus ou moins sur elle-même (*Cyprinus*).

Je fis remarquer en outre que la fonction de la pseudobranchie n'est pas unique; elle n'est pas seulement une glande vasculaire sanguine qu'elle est incontestablement chez les Téléostéens et chez *Amia* par ses cellules acidophiles, mais elle est en même temps un réseau vasculaire dont les connexions avec le système artériel de la tête indiquent qu'il peut jouer un rôle dans la régulation de la pression sanguine. L'une ou l'autre de ces deux fonctions peut disparaître sans entraîner pour cela la disparition de l'organe. C'est le cas des Sélaciens et de la plupart des Ganoïdes où la pseudobranchie paraît ne jouer aucun rôle au point de vue glandulaire mais a une valeur indubitable comme organe de dérivation du courant sanguin céphalique.

En tous cas, la pseudobranchie n'est pas un organe rudimentaire, c'est-à-dire un simple reste sans fonctions d'un organe ayant rempli autrefois un rôle, c'est un organe qui a changé de fonction ou développé des fonctions accessoires et qui persiste à cause de cela.

Dans ma deuxième note, m'occupant surtout de la structure histologique, j'attire l'attention sur un certain nombre de faits que l'on trouvera développés plus loin (structure des lamelles pseudobranchiales d'*Acipenser*, des lamelles branchiales des Lophobranches et des Leptocéphales) et qui permettent d'établir une comparaison entre la branchie et la pseudobranchie et de montrer que toute lamelle typique branchiale ou pseudobranchiale comprend de dedans en dehors : une lamelle vasculaire centrale; une lame cellulaire plus ou moins séparée de la précédente (lame tangentielle)

et qui, à son maximum de développement, forme l'assise de cellules acidophiles de la pseudobranchie; une lame sous-épithéliale qui dérive aussi du syncytium initial au sein duquel prennent naissance les lamelles vasculaires et enfin la lame épithéliale de surface. De la sorte, on peut émettre l'hypothèse que lamelles branchiales et lamelles pseudobranchiales sont originellement et potentiellement identiques dans leur structure malgré l'absence ou la disposition particulière de certaines couches dans divers cas.

Peu de temps après, je reçus de **Vialli** un travail étendu publié dans les Archives italiennes d'Anatomie et d'Embryologie (1926, A). Ce travail, déposé à cette revue en mai 1925, mais paru seulement au début de 1926, ne pouvait naturellement pas tenir compte de mes deux dernières notes contemporaines du fascicule des Archives italiennes. **Vialli** étudie la présence ou l'absence de la pseudobranchie chez les divers Poissons, accorde plus de développement que dans ses notes antérieures à la vascularisation tout en conservant leurs conclusions essentielles, puis il ajoute un chapitre particulier de recherches physiologiques (action des venins, pseudobranchiectomie, etc.). En plus de quelques conclusions particulières dont nous parlerons à leur place, les résultats généraux de ses recherches sont les suivants : on peut distinguer les pseudobranchies des Poissons en deux types : 1° type sélachoïde à lamelles pseudobranchiales constituées d'un double strate de cellules épithéliales et ne comportant pas de cellules acidophiles (pseudobranchies des Sélaciens, d'*Acipenser*, de *Lepidosteus*), 2° un type à lamelles munies de cellules acidophiles (*Amia calva* et tous les Téléostéens).

La pseudobranchie des Téléostéens correspond à la pseudobranchie spiraculaire des Sélaciens et non à l'hémibranchie hyoïdienne. La cellule acidophile est une cellule sécrétante. Dans *Esox* et *Scardinius*, la pseudobranchiectomie tant simple que double est compatible avec la vie de l'animal. Dans les pseudobranchiectomies simples, la pseudobranchie de l'autre côté ne subit pas d'hypertrophie compensatrice. L'énucléation de l'œil ne détermine pas d'altération sensible dans le trophisme de la pseudobranchie. On ne peut dire pour le moment autre chose que la fonction des pseudobranchies doit être double : 1° fonction endocrine liée à la présence des cellules acidophiles et n'existant par conséquent que chez les Téléostéens et

Amia; 2° fonction plus générale puisqu'elle existe aussi dans les pseudobranchies du type sélachoïde et consistant probablement dans une régulation mécanique particulière du courant sanguin de l'œil.

Enfin, tout récemment (août 1926), **Vialli** dans un court travail (1926, B) examine mes deux dernières notes et constate l'identité de certains résultats auxquels nous sommes arrivés indépendamment l'un de l'autre. Sur la plupart des points, l'auteur italien se montre d'accord avec nous. Il apporte un fait nouveau que nous n'avions pas encore eu l'occasion d'observer, c'est l'absence de cellules pseudobranchiales dans la pseudobranchie de certains Téléostéens adultes comme *Fierasfer* et *Ophidium*, ce qui le porte à rapprocher celle-ci de la probranchie de Murénoïdes. Il propose de réunir ces Poissons en un groupe dans lequel la pseudobranchie dépourvue de cellules acidophiles serait en même temps de nature hyoïdienne, ce qui lui paraît certain au moins pour les Murénoïdes.

CHAPITRE I

LA PSEUDOBRANCHIE DES SÉLACIENS

La pseudobranchie des Sélaciens est toujours située dans le canal de l'évent. C'est une hémibranchie de petite taille, en quelque sorte rudimentaire par le nombre de ses lames comparativement au nombre des lames des branchies respiratoires voisines. Ses dimensions sont du reste variables suivant les types et surtout suivant les dimensions du canal de l'évent.

Le canal de l'évent. — Il est généralement très développé chez les Hypotrèmes, plus étroit chez les Pleurotrèmes où il peut même arriver à perdre tout orifice externe. L'évent répond, on le sait depuis longtemps, à la portion dorsale de la première fente branchiale ou fente mandibulo-hyoïdienne, mais ses rapports immédiats avec la partie postérieure du crâne et l'accroissement particulier de la région dans laquelle il se trouve placé, entraînent dans sa constitution des différences importantes par rapport à la partie correspondante des fentes proprement respiratoires qui le suivent. En effet, la région de la tête dans laquelle il est situé est plus élargie

transversalement et a sa portion dorsale plus aplatie que la région branchiale proprement dite, de sorte que l'orifice externe de l'évent se trouve finalement reporté plus dorsalement sur la tête et prend une forme arrondie ou ovale à grand axe antéro-postérieur, bien différente de celle des fentes voisines. Cet orifice très grand chez les Raies et les Torpilles, encore assez vaste chez *Galeus canis* Rondel., *Scyllium catulus* Cuv., se rétrécit beaucoup chez d'autres Pleurotrèmes et se ferme entièrement chez *Zygaena malleus* Valenc. et *Carcharias glaucus* Rondel. Chez les diverses espèces de *Raja*, de *Torpedo*, l'évent a une forme arrondie ou légèrement ovale à grand axe antéro-postérieur et un peu oblique en dedans; son ouverture à la peau est bordée chez *Torpedo* de papilles disposées en couronne, et, sous ces papilles, se voit un repli operculaire mobile, susceptible d'ouvrir et de fermer alternativement l'orifice; cette valvule ou opercule a un battement rythmique régulier se produisant 20 fois par minute environ. Ce mouvement valvulaire correspond à la pénétration de l'eau dans les sacs branchiaux, ainsi que l'a montré **Couvreur** (1902) dans ses expériences chez *Torpedo*. Au moment de l'agrandissement des sacs branchiaux, l'eau pénètre à la fois par les évents et les orifices branchiaux dilatés. Au moment du rétrécissement de ces sacs, l'eau sort exclusivement par les orifices branchiaux rétrécis. L'évent ne jouerait donc aucun rôle dans la sortie de l'eau. L'orifice pharyngien du canal de l'évent débouche dans le sillon latéral formé dans les parois du pharynx par le sinus compris dans l'angle des arcs branchiaux et permet ainsi la circulation facile de l'eau entre l'extérieur et les orifices branchiaux internes. Chez les Pleurotrèmes, l'évent ne possède ni papilles, ni opercule et il joue évidemment un rôle moins considérable dans la circulation de l'eau à laquelle il ne prend même aucune part chez *Carcharias* et *Zygaena*.

L'orifice pharyngien de l'évent est légèrement aplati en boutonnière, il a, lorsqu'on regarde la voûte du pharynx, le même aspect que les orifices suivants, caractères qui rappellent sa nature de fente branchiale. Cet orifice donne entrée dans un canal large, à peu près cylindrique dont la direction générale est plutôt verticale, légèrement oblique en haut, en avant et en dehors. La longueur de ce canal est très variable; chez les Hypotrèmes par

suite de leur forme aplatie, le canal de l'évent est très court, il est aussi large que long. Son trajet n'est jamais très régulier, car le canal de l'évent contourne la capsule otique, et envoie à ce niveau des diverticules en cul-de-sac; l'un, dirigé vers le labyrinthe auditif a été depuis longtemps signalé par **J. Müller**; depuis lors, **Wright** (1885) l'étudiant chez *Mustelus* a montré l'existence d'un autre diverticule sensoriel innervé par le rameau prétrématique de la VIIe paire. Plus récemment, **H. W. Norris et Sally P. Hughes** (1920) chez *Squalus Acanthias* Linn., **Ranzi** (1925, A et B, et 1926) chez divers Squales et chez les Batoïdes ont étudié ces diverticules spiraculaires et montré leurs rapports avec ceux des Ganoïdes et des Dipneustes et la valeur des formations sensorielles qu'ils renferment.

Le développement du canal de l'évent et de son orifice externe sont liés à la structure générale de la tête et notamment à la disposition de l'hyo-mandibulaire. Lorsque celui-ci est peu développé et assez étroitement accolé à l'arc maxillaire, comme par exemple chez *Hexanchus* et les Pleurotrèmes en général, l'orifice de l'évent est petit ou absent; lorsqu'au contraire l'hyo-mandibulaire forme une pièce puissante, écartée de l'arc maxillaire, comme chez les Hypotrèmes, l'orifice de l'évent est large.

Description anatomique de la pseudobranchie. — C'est dans ce canal de l'évent que se trouve la pseudobranchie. L'organe est très facile à voir, on l'aperçoit aisément surtout chez les Sélaciens dont l'évent est large (Fig. I), situé à une faible distance de l'orifice externe et appliqué contre la face craniale de celui-ci. Chez *Raja, Torpedo* il s'étend jusque sur la base de la valvule de sorte qu'il participe en partie à ses mouvements. Chez les Sélaciens dont l'évent est très petit, la traction exercée sur ses lèvres ne permet souvent pas d'apercevoir l'organe et il est nécessaire alors d'ouvrir le canal par le milieu de sa paroi postérieure pour arriver jusqu'à lui. On voit alors qu'il occupe toute la largeur de la face craniale et que, en épousant la forme hémicylindrique de cette paroi, il vient déborder légèrement à la limite de la face postérieure. On peut donc lui reconnaître un bord externe et un bord interne. Dans les cas, rares du reste, où l'évent est fermé, il convient de remarquer que

la pseudobranchie existe tout de même dans la même situation et les mêmes rapports; c'est ce qui se voit par exemple chez *Carcharias* et chez *Zygaena*, et c'est pour cela que **J. Müller** plaçait leur pseudobranchie parmi ses pseudobranchies couvertes. Par contre chez *Scymnus lichia* Cuv., où l'évent est cependant bien ouvert, il n'existe pas de pseudobranchie.

Pour ce qui regarde la direction générale de la pseudobranchie qui est en somme perpendiculaire à celle des feuillets hémibranchiaux respiratoires, il faut songer à la situation très particulière du canal de l'évent vis-à-vis des fentes branchiales. Il ne faut pas oublier en effet que les rapports de la première fente branchiale ou mandibulo-hyoïdienne sont très particuliers. On dit généralement que cette fente s'étend d'abord jusqu'à la partie ventrale de l'extrémité céphalique puis se ferme dans sa moitié ventrale tandis que la moitié dorsale reste béante en formant un orifice plus arrondi que celui des fentes suivantes; cette description n'est peut-être pas parfaitement exacte, et, sur les embryons de Torpille que j'ai pu étudier, j'ai toujours trouvé la première fente limitée à sa portion dorsale. La première poche branchiale se prolonge bien vers le bas en même temps que le sillon branchial externe, profond, et qui sépare parfaitement le premier arc du deuxième, mais la membrane obturante ne se détruit pas et par conséquent les deux arcs sont toujours réunis dans leur moitié ventrale. Dès le début, par conséquent, la première fente se trouve dans des conditions un peu particulières et ne se prolonge jamais du côté ventral au-dessous de la ligne horizontale passant par les premières papilles branchiales visibles sur les arcs postérieurs de telle sorte que ces papilles

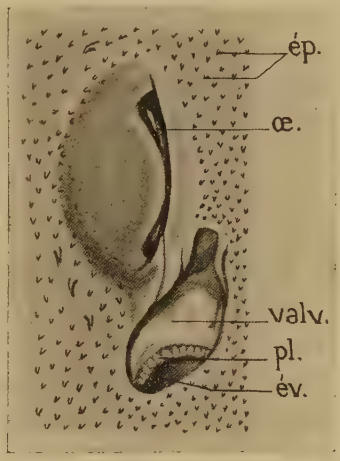

Fig. I. — Orifice de l'évent du côté droit chez *Raja punctata* montrant l'extrémité des plumules de la pseudobranchie.

év. évent; *pl.* extrémité des plumules de la pseudobranchie; *œ.* œil; *ép.* épines cutanées; *valv.* valvule.

branchiales ne pourront se développer chez elle que dans une faible étendue et seront contraintes bientôt par le mode d'accroissement même de la partie dorsale du premier arc incorporée dans la tête, à prendre la direction nouvelle que l'on trouve dans la pseudobranchie achevée. En effet, tandis que les lames branchiales ont une direction radiée à partir d'un point situé dans le pharynx, celles de la pseudobranchie sont verticales et perpendiculaires ou à peu près aux premières.

Cette pseudobranchie se présente avec des aspects variés sur lesquels **Hans Virchow** (1890, B) a déjà donné quelques détails, mais malgré son développement variable, c'est toujours un organe lamellaire constitué par une série de lames saillantes, orientées suivant l'axe du canal et disposées en un seul rang comme une hémibranchie. Ces lames sont épaisses, robustes, presque parallèles entre elles et accolées par leur face antérieure à la paroi du canal sur laquelle elles s'élèvent. Seule, leur extrême pointe distale est libre et saillante au-dessus de la surface du canal; en général les lames extrêmes sont plus courtes que les centrales. Comme les lames branchiales, elles portent sur leurs faces latérales des lamelles, mais celles-ci sont en bien plus petit nombre, moins étendues et donnent l'impression, comme les lames elles-mêmes, de formations rudimentaires, si on les compare aux hémibranchies respiratoires. En somme, la pseudobranchie est formée de lames plus courtes, plus épaisses, moins nombreuses que celles formant les hémibranchies respiratoires et ce caractère se retrouve jusque sur les lamelles qu'elles peuvent porter.

Anatomie microscopique et structure histologique. — Dans la constitution de la pseudobranchie des Sélaciens, les vaisseaux sanguins jouent un rôle considérable. **Hans Virchow**, en 1890, en a fait l'étude macroscopique dans une douzaine d'espèces et il s'est spécialement occupé de la distribution des vaisseaux dans l'organe. Il a donné à ce propos un certain nombre d'observations, mais il faut remarquer que ses travaux sont antérieurs à l'époque où a été débrouillée par **Biétrix** la structure si particulière du réseau capillaire des lamelles branchiales (1895). Il en résulte que certains caractères du réseau pseudobranchial, en particulier ceux qui

ont trait à sa portion lamellaire manquent absolument dans le travail de **Virchow** et rendent difficile tout parallèle entre ses observations et les nôtres. De plus, n'ayant pas étudié la pseudobranchie au point de vue histologique, il a été trompé souvent par l'aspect macroscopique. Aussi, nous ne croyons pas devoir maintenir sa classification en trois groupes. Il met à part les Notidanides comme *Hexanchus*, *Heptanchus* par ce fait que leurs branchies de l'évent sont des branchies bien formées; elles sont cependant, comme on le verra plus loin, entièrement semblables à celles des Squales placées par **Virchow** dans un second groupe, celui des Sélaciens à branchie de l'évent pourvue d'un réseau admirable. Comme on s'en rendra compte dans la description qui va suivre, ce fait n'est pas spécial aux Squales, mais chez tous les Sélaciens il existe un type unique de distribution vasculaire dans la pseudobranchie; seules la richesse et l'importance du réseau peuvent varier. Dans certains cas le réseau est très réduit, par exemple chez *Trygon* (troisième groupe de **Virchow**) et la pseudobranchie est alors elle aussi de taille minime.

Lorsqu'on étudie des coupes de pseudobranchies de Sélaciens (voir coupe transv. Fig. II), on voit que les lames de l'organe sont constituées par un axe conjonctif renfermant un système vasculaire très développé et recouvert par un épithélium. C'est l'épithélium de la muqueuse pharyngienne qui à ce niveau est particulièrement épais, pluristratifié, riche en cellules muqueuses, il a son maximum d'épaisseur sur le bord caudal des lames. Il est séparé de la partie centrale par une membrane basale très nettement indiquée. L'axe des lames est occupé par une formation vasculaire toujours très étendue dont la lumière est irrégulière et caverneuse; elle est traversée en effet par des tractus de tissu conjonctif jeune et riche en cellules qui la cloisonnent irrégulièrement et incomplètement de façon à en faire un véritable corps caverneux de dimensions importantes; son diamètre transversal, en effet, représente environ les trois quarts de celui de la lame. Cette formation vasculaire axiale s'étend sur toute la hauteur de l'organe et va en s'amincissant de la base à la pointe des lames. Elle est limitée sur ses côtés par du tissu conjonctif dense, disposé en feuillets concentriques qui l'enferment pour ainsi dire, dans une sorte de capsule. Cependant, du côté caudal, ce tissu

conjonctif se dissocie en tractus beaucoup moins denses qui communiquent avec la zone située immédiatement sous la membrane basale et qui est riche en vaisseaux sanguins. Vers le tiers inférieur des lames, on voit les capsules conjonctives s'infléchir d'une lame à l'autre et les formations vasculaires caverneuses sous-jacentes suivant le même mouvement, communiquer de la sorte; vers la base de l'organe, par conséquent, on a affaire à une véritable nappe

Fig. II. — Pseudobranchie de *Scyllium catulus*; coupe transversale d'une plumule.

c.c. corps caverneux (artère afférente); *l.* lamelle; *c. m.* cellule à mucus; *ép.* épithélium; *v.x.* vaisseaux d'origine de l'artère pseudobranchiale efférente.

caverneuse continue. C'est là qu'arrive l'artère afférente qui aborde l'organe par son côté externe; elle court en un trajet tortueux à la base des lames et s'y divise en un certain nombre de rameaux qui ne tardent pas à s'ouvrir directement dans ce réticulum caverneux.

De la base de l'organe part aussi le vaisseau efférent situé plus superficiellement que l'autre, par conséquent dans un plan postérieur et qui se dirige médialement. Il possède une paroi moins épaisse et une lumière un peu plus large. Il tire son origine des

rameaux qui siègent entre la base des lames au niveau de l'éperon qui sépare deux d'entre elles. On peut suivre ces rameaux sur les coupes et se rendre compte qu'ils communiquent avec les vaisseaux situés sous la membrane basale, et qu'ils sont nombreux surtout dans la région du bord caudal des lames. Ces vaisseaux sanguins, constitués par une paroi mince dépourvue de musculature et qui paraît réduite à un simple endothélium, donnent l'impression de gros capillaires dilatés et irréguliers. Ils nous paraissent présenter un intérêt considérable parce qu'ils sont en communication d'une part avec les lamelles, d'autre part avec le corps caverneux dont il a été question plus haut. Ce dernier, comme nous l'avons fait remarquer, est en partie enfermé dans une sorte de capsule qui l'enveloppe incomplètement, puisque dans la région du bord caudal on voit les feuillets conjonctifs épais, qui la constituent, se dissocier en tractus fins et déliés; c'est à ce niveau, surtout vers le tiers supérieur de l'organe, que se fait la communication entre le vaisseau afférent caverneux et les capillaires d'origine du vaisseau efférent. Ces derniers sont aussi en communication avec le réseau vasculaire des lamelles, comme on peut s'en rendre compte en étudiant des coupes en séries.

Les lamelles de la pseudobranchie des Sélaciens se montrent le plus souvent comme des formations épaisses, courtes, peu nombreuses, faisant une saillie à peine marquée sur la lame qui est au contraire élargie et massive. C'est la disposition la plus fréquemment rencontrée et que nous avons vue sous son aspect le plus typique chez *Scyllium catulus* Cuv. et *Torpedo marmorata* Riss. Alors que dans une vraie branchie, chez *Scyllium catulus* Cuv. par exemple, les lames ont en moyenne 150 μ de largeur et sont débordées de part et d'autre par des lamelles de 600 μ de longueur environ, ici, dans la pseudobranchie, les lames atteignent au contraire environ 600 μ de largeur tandis que les lamelles ont à peine 70 μ de longueur. On voit par ces chiffres si différents, l'opposition d'aspect que présentent chez les Sélaciens les lames branchiales et pseudobranchiales. De plus, dans la pseudobranchie, les lamelles sont placées généralement sans régularité, disséminées çà et là, sans avoir la disposition par paires qu'elles ont dans les vraies branchies; leur réduction de nombre peut être très marquée et nous

avons même observé chez *Scyllium* et *Torpedo* des plumules entièrement dépourvues de lamelles, mais généralement on en compte environ une dizaine par lame. On sait, au contraire, la quantité considérable des lamelles dans les lames des vraies branchies; elles sont difficiles à compter tant elles sont serrées les unes contre les autres, mais leur nombre est au moins de 100 paires par lame. Dans certaines espèces, telles que *Heptanchus*, *Hexanchus*, les lamelles des lames pseudobranchiales sont toutefois plus nombreuses. De plus dans le genre *Raja*, comme l'a fait remarquer **Vialli**, les lames pseudobranchiales ne sont ni épaisses, ni massives, comme elles le sont dans les autres espèces et elles portent des lamelles fines, nombreuses, serrées et disposées régulièrement par paires.

La structure histologique des lamelles pseudobranchiales dans tous les cas, aussi bien chez *Raja* que chez *Scyllium*, est assez particulière. On voit à leur centre une lame vasculaire à contours bien nets, constituée comme celle des lamelles branchiales vraies sur le modèle qu'a décrit **Biétrix**, c'est-à-dire pourvue de cellules en pilastres, mais celles-ci sont beaucoup moins nombreuses et beaucoup moins régulièrement distribuées que dans les lames branchiales, de telle sorte que le réseau vasculaire qu'elles limitent n'a pas l'admirable régularité de celui des branchies. De part et d'autre de cette lame vasculaire, se voit un revêtement épithélial qui apparaît, dès l'examen à un faible grossissement, comme assez épais. Il est constitué, d'après **Vialli**, d'un double épithélium externe. Les deux rangées qui le composent sont faites de cellules qui n'ont pas la forme aplatie que l'on est habitué à trouver dans le revêtement des lamelles branchiales ordinaires des Poissons ou des lamelles pseudobranchiales de certaines espèces comme *Acipenser*; les éléments qu'il contient ont au contraire une forme presque cubique; de plus, en certains points, surtout vers l'extrémité distale des lamelles, la stratification est encore plus marquée et l'on peut y rencontrer plus de deux assises. Ce revêtement s'étend avec toute cette épaisseur jusque sur la lame dont l'épithélium est en continuité avec celui qui tapisse le reste de la cavité branchiale. On observe fréquemment, au niveau du revêtement des lamelles, de grosses glandes unicellulaires à mucus, semblables à celles que

l'on trouve disséminées un peu partout sur la muqueuse environnante. Cet épithélium stratifié repose directement sur la lamelle vasculaire dont il se décolle souvent au cours de l'inclusion à la paraffine; il n'existe donc pas, au niveau des lamelles pseudobranchiales des Sélaciens, d'assise de cellules acidophiles comme celles que l'on observe dans la pseudobranchie des Téléostéens; **Vialli** (1924, B) a fait le premier cette remarque.

Cette description d'ensemble s'applique à toutes les espèces que nous avons étudiées. Cependant, nous donnerons quelques détails pour diverses espèces prises en particulier, afin de faciliter le travail de ceux qui pourraient étudier cette question.

Scyllium catulus Cuv. possède une pseudobranchie constituée par 10 ou 12 lames faisant saillie dans le canal de l'évent sous forme de bourrelets arrondis à leur pointe; chez un *Scyllium* de un mètre de long, l'organe a un centimètre de longueur et ses feuillets centraux 6 millimètres de hauteur, tandis que ceux des extrémités correspondants au bord externe et interne sont beaucoup plus bas. Ces lames sont massives et portent un nombre insignifiant de lamelles, beaucoup d'entre elles en sont dépourvues. Chez *Torpedo marmorata* Risso, *Mustelus laevis* Risso, *Galeus canis* Rondel., l'aspect est identique, c'est celui d'un organe formé d'une douzaine de lames épaisses avec très peu de lamelles. Le développement du corps vasculaire caverneux est très considérable dans tous ces cas.

Chez *Scylliorhinus canicula* de Blainv., *Acanthias vulgaris* Risso, l'aspect général de la pseudobranchie reste le même, mais la paroi des lames a une épaisseur si considérable que le corps caverneux apparaît avec des dimensions très réduites.

Squatina angelus Risso possède une pseudobranchie constituée par 8-10 lames de taille et de direction irrégulières. Chez *Centrina vulpecula* Bel., les lames au nombre d'une dizaine sont moins arrondies et moins obtuses que dans les cas précédents; elles sont plus saillantes, à angles plus marqués et se recouvrent en partie les unes les autres; elles portent quelques lamelles très courtes. Dans ces deux cas, la formation caverneuse n'occupe guère plus du tiers du corps des lames.

La pseudobranchie de *Raja punctata* Risso est bien développée;

elle est formée de 12-15 lames saillantes moins épaisses que dans les cas précédemment étudiés et portant des lamelles plus longues et plus fines. Le corps caverneux est ici par contre beaucoup moins développé que chez *Torpedo* ou *Scyllium*.

Chez *Hexanchus griseus* Rafin., l'organe, comme l'avait noté **Virchow**, donne l'impression d'une branchie; il est de taille considérable et porte 25-30 lames serrées les unes contre les autres, élargies à leur base, effilées à leur pointe qui est libre, ayant en somme la forme pyramidale des lames d'une véritable branchie. De plus elles portent des lamelles assez nombreuses, ce qui rend la ressemblance encore plus marquée.

Même dans ces deux derniers cas où les lamelles sont abondantes, les lames de la pseudobranchie des Sélaciens sont toujours constituées par cette formation vasculaire axiale du type caverneux dont nous avons indiqué plus haut l'étendue et les rapports. Chez *Hexanchus*, elle est même particulièrement développée, les travées conjonctives qui la cloisonnent ont une disposition très régulière qu'on ne trouve pas dans d'autres types tels que *Scyllium*, *Torpedo*, *Galeus*, *Mustelus* où les travées sont au contraire dirigées dans tous les plans.

Corps caverneux de la pseudobranchie de Scyllium catulus Cuv. — Le système caverneux axial des lames pseudobranchiales a tout spécialement attiré notre attention et l'étude histologique que nous en avons faite nous a permis d'y observer quelques particularités d'organisation et de structure susceptibles d'éclairer la valeur physiologique de l'organe.

Chez *Scyllium catulus* Cuv. que nous prendrons comme type pour notre description, nous l'avons étudié par diverses colorations après des fixations au liquide de Bouin ou au liquide de Flemming.

La formation vasculaire caverneuse se montre constituée par des travées épaisses qui délimitent des mailles de forme et de dimension irrégulières communiquant entre elles plus ou moins largement. Elles sont très colorables et renferment de nombreux noyaux. Après des colorations telles que la safranine picro-indigo-carmin ou safranine picro-noir-naphtol, on voit qu'elles sont parcourues par de fines fibrilles collagènes élémentaires, non groupées en faisceaux et qui s'entrecroisent d'une travée à l'autre. Il s'agit là d'un

tissu conjonctif jeune. Les noyaux qu'on y trouve se montrent sous deux aspects : les uns allongés ou ovales peu chromatiques sont situés au centre des travées; les autres beaucoup plus nombreux, arrondis, serrés, bien plus colorables, sont disposés à leur périphérie, mais sans régularité et sans former un revêtement endothélial continu; ils font souvent une saillie très prononcée (Fig. III).

Les mailles ainsi limitées par les travées sont remplies de sang dont on peut étudier les divers éléments après certaines colorations

Fig. III. — Corps caverneux d'une plumule pseudobranchiale de *Scyllium catulus*. *t.c.* travée conjonctive; *érc.* érythrocyte; *érc. dég.* érythrocyte dégénéré; *amit.* amitose; *éosin.* éosinophile; *érb.* érythroblaste.

telles que celle à l'éosine-bleu de méthylène; dans ces conditions, on distingue des érythrocytes, les uns normaux comme forme et comme dimensions, les autres altérés. On reconnaît des éosinophiles parfois très abondants; on voit aussi des petites cellules rondes qui peuvent être des lymphocytes, mais certaines d'entre elles montrent un protoplasme acidophile, tout en ayant un aspect lymphocytaire, il s'agit dans ce dernier cas, de formes jeunes de globules rouges, d'érythroblastes. En certains points (Fig. IV), ces cellules jeunes, toutes de même taille et de même aspect, se montrent groupées en véritables nids rappelant les « îlots isogéniques » que

Dubreuil a décrits dans la moelle osseuse (1922). L'origine de ces éléments est intéressante, une étude attentive montre qu'ils proviennent des travées conjonctives; ils naissent à leur surface aux dépens des noyaux les plus chromatiques qui ont tendance à proliférer et à se détacher de la paroi. Nous n'avons pas observé à leur niveau de figures de division mitotique, mais nous croyons pouvoir dire d'après nos préparations où se voient des noyaux en voie d'étirement ou de fissuration avec répartition assez égale de chromatine

Fig. IV. — Corps caverneux d'une plumule pseudobranchiale de *Mustelus lævis*. — (Reichert oc. 4; obj. 1/12 imm., tir. 0).

tc. travée conjonctive; *érc.* érythrocyte; *éosin.* éosinophile; *érb.* groupe d'érythroblastes.

aux deux pôles, que cette prolifération nucléaire résulte d'un processus d'amitose. Il se passe donc dans ce corps caverneux des phénomènes d'hématopoïèse qui trouvent des conditions favorables dans le fait du ralentissement obligatoire de la circulation du sang à travers les mailles de ce vaste réseau.

Marchant de pair avec l'hématopoïèse, on note aussi des figures d'hématolyse. On observe, en effet, que beaucoup d'érythrocytes sont manifestement modifiés dans leur forme et dans leurs dimensions; ces érythrocytes altérés se présentent surtout sous l'aspect d'élé-

ments de grande taille, vésiculeux, plus globuleux qu'ovoïdes et ayant en moyenne des dimensions de 21 μ sur 14, au lieu de 14 sur 7; ils ont souvent un contour irrégulier et déchiqueté; leur protoplasme est clair ou toujours faiblement coloré, alors que celui des érythrocytes normaux voisins est vivement teinté; dans l'intérieur de leur protoplasme, on observe des granulations de dimensions diverses et plus fortement colorables. Le noyau de ces érythrocytes participe aussi à la dégénérescence, il se montre souvent déformé, à chromatine condensée ou fragmentée. On peut observer encore des débris protoplasmiques, des sphérules qui rappellent les figures de laquage décrites par **Prenant** dans la rate de Cheval (1921) et qui traduisent un état plus avancé de l'hématolyse. La recherche histo-chimique du fer vient confirmer ces faits d'observation; la réaction du bleu de Prusse par la méthode de Mac Callum est en effet positive, soit au niveau des noyaux des globules rouges altérés, soit au niveau des débris protoplasmiques. On peut confirmer encore ce processus d'hématolyse en utilisant les propriétés du bleu de méthylène vital. Nous avons expérimenté de la manière suivante à la Station zoologique de Cette : nous injectons dans la masse musculaire dorsale de *Scyllium catulus* Cuv. 1 centimètre cube d'une solution de bleu de méthylène à 1 p. 100; six heures après l'animal est sacrifié, sa pseudobranchie de l'évent prélevée est immédiatement plongée dans le mélange suivant préparé extemporanément :

Sol. aqueuse sat. d'acid. picrique.	60 cm³
Formol à 40 %	20 cm³
Sol. aq. sat. de molybdate d'ammoniaque .	20 cm³

Ce liquide indiqué par **Turchini** (1923) est précieux parce qu'il permet de fixer en même temps la couleur et les tissus. Après inclusion et coupes, on peut étudier les particularités du corps vasculaire caverneux. On voit à l'intérieur de celui-ci, une grande quantité d'érythrocytes dont le noyau a pris vivement la coloration bleue. Il s'agit là incontestablement d'éléments altérés puisque ce que l'on sait du mode d'action des colorants vitaux permet de considérer ce résultat comme « un signe certain de léthalité globulaire » (**Turchini**).

De ces données d'ordre divers, il résulte que la branchie de

l'évent de *Scyllium catulus* par son système vasculaire caverneux possède une double fonction d'hématopoïèse et d'hématolyse.

Nous avons recherché dans les belles séries d'embryons de Sélaciens de notre Maître M. le Professeur **Vialleton**, les étapes histologiques de sa formation. Au début du développement, alors que les filaments branchiaux externes existent encore, on voit sur la paroi antérieure de l'évent, une série d'épaississements de la muqueuse correspondant aux futures lames de la pseudobranchie; ces épaississements sont formés par des replis de la muqueuse enfermant un nodule de mésenchyme, ils sont placés à côté les uns des autres et ont une direction un peu oblique de haut en bas et de dedans en dehors, au lieu de la direction verticale qu'auront plus tard les lames constituées. Chez un embryon de *Torpedo* de 25 millimètres où l'on ne voit pas de filaments externes, on distingue bien ce nodule mésenchymateux qui apparaît très compact, contenant une quantité considérable de noyaux ronds, très serrés et très riches en chromatine; ainsi, ce mésenchyme se distingue aisément du mésenchyme voisin plus clair qui contient des noyaux plus espacés et moins colorables : ce nodule est recouvert par l'épithélium de revêtement qui se continue avec celui de la muqueuse pharyngienne; les noyaux du nodule mésenchymateux n'individualisent pas des cellules, il y a là un protoplasme continu et il s'agit donc d'une masse syncytiale. Chez un embryon d'*Acanthias* de 30 millimètres, l'aspect est le même; dans les préparations où les futures lames sont coupées transversalement, on peut se rendre compte que le syncytium n'occupe pas toute la largeur de la lame, mais, que dans la région caudale, il est séparé de la basale par du mésenchyme ordinaire. A ce stade, les ébauches des lames branchiales respiratoires sont plus avancées, leur partie centrale a déjà subi un certain degré de différenciation et est limitée du reste du mésenchyme par une ligne très nette. Un embryon de Torpille à un stade plus avancé (embryon de 30 millimètres) montre un fait nouveau que l'on commence à voir dans certains points chez l'*Acanthias* de 30 millimètres. Dans le nodule de mésenchyme (Fig. V), se voient des fissures étroites et irrégulières qui apparaissent en clair au milieu du massif compact qui les entoure. Elles se font dans tous les sens et en des points où le développement est plus avancé, elles se montrent plus larges formant une série de lacunes de formes

diverses communiquant entre elles. Dés le début de l'apparition des fissures, on distingue à leur intérieur la présence d'érythrocytes. Ceux-ci se forment sur place aux dépens du mésenchyme lui-même, il faut noter en effet que les noyaux qui bordent les fissures sont disposés sans ordre, ils sont ronds et chromatiques et ils n'appartiennent pas à un endothélium vasculaire. Ce nodule mésenchyma-

Fig. V. — Embryon de *Torpedo marmorata* de 30 millimètres; coupe transversale d'une plumule pseudobranchiale (Reichert, oc. 4, obj. 6, tir. 0. Figure réduite de 1/5).

ép. épithélium; *n. m. c.* nodule de mésenchyme compact; *fiss.* fissuration du mésenchyme; *v.* vaisseaux; *érc.* érythrocytes.

teux subit donc un développement propre à la suite duquel se forment des lacunes dans lesquelles on observe dès le début des globules rouges. Ces lacunes entrent secondairement en communication avec les vaisseaux afférent et efférent et se trouvent placées sur la circulation générale. Leur développement rappelle celui qui a été observé dans le tissu érectile des corps caverneux des Mammifères par **Verne et Turchini** (1923); mais dans ce dernier cas, les lacunes

aboutissent à la formation d'aréoles qui entrent ultérieurement en relation avec des capillaires formés indépendamment; l'ensemble possède alors un revêtement endothélial continu et l'hématiformation ne tarde pas à s'arrêter. Dans la pseudobranchie des Sélaciens, il n'en est pas ainsi, le réticulum reste toujours au stade initial; de bonne heure, les travées ont montré de fines fibrilles pâles et elles se présentent avec leurs noyaux abondants et leur production incessante de cellules hématiques telles que nous les retrouverons chez l'adulte. Ce tissu caverneux de la pseudobranchie des Sélaciens présente donc une particularité remarquable, c'est qu'il conserve pendant toute la vie de l'animal la constitution que nous lui trouvons chez l'embryon et qu'il ne cesse de fournir même chez l'adulte des éléments vasculaires. En cela, il se distingue donc du corps caverneux des Mammifères.

On sait qu'il existe aussi dans les vraies branchies respiratoires des Sélaciens un système caverneux en relation directe avec l'artère afférente; il a été signalé par **Alessandrini** (1840) et plus tard décrit par **Dröscher** (1882.) Il siège, comme le fait remarquer ce dernier auteur, du côté externe de l'artère afférente au point où se trouve chez les Téléostéens la tige cartilagineuse. On doit donc, en raison de sa situation et de ses rapports, le rapprocher de celui que nous avons décrit dans la pseudobranchie, mais il y a entre les deux formations des différences très considérables d'étendue et de structure. Le corps caverneux de la branchie est beaucoup moins développé que celui de la pseudobranchie. Chez *Scyllium catulus* Cuv. par exemple, il représente à peine 1/10 de la plumule et en coupe transversale une surface de 200 μ sur 50, tandis que, dans la pseudobranchie, il représente les 9/10 de la plumule avec une surface de 900 μ sur 400. D'autre part, la constitution du réseau branchial est beaucoup plus simple : ses travées sont minces et ne sont le siège d'aucune prolifération cellulaire. Elles paraissent ne jouer aucun rôle dans l'hématopoïèse pas plus que dans l'hématolyse, car l'épreuve du bleu vital et la recherche du fer aussi bien que les observations histologiques directes sont négatives à cet égard. Dans la pseudobranchie des Sélaciens, le corps caverneux a acquis par conséquent un développement tout à fait prépondérant, d'où l'aspect massif des lames.

On peut supposer que le développement de ce système caverneux de l'axe des lames est en quelque sorte une compensation du développement relativement faible des réseaux vasculaires de l'organe résultant du petit nombre, de la rareté ou même de l'absence totale de lamelles. Ces dernières réduites ou manquant, leur riche réseau capillaire qui caractérise toute branchie vraie se trouverait fort diminué s'il n'intervenait une disposition comme celle que nous venons de décrire. D'autre part, les considérations qu'inspirent les rapports de la pseudobranchie avec le reste du système circulatoire, conduisent à penser que la pseudobranchie représente toujours un territoire spécial du système artériel de la tête, caractérisé par l'existence d'un riche réseau capillaire interposé sur le trajet de ces troncs artériels. Il est donc tout naturel de trouver dans la cavernisation des lames un moyen qui, suppléant à l'absence ou à la grande réduction du réseau propre des lamelles, aboutit en somme à ce même résultat général.

Rapports vasculaires de la pseudobranchie. — **J. Müller** a montré, en 1839, que la circulation pseudobranchiale était sous la dépendance d'une artère fournie par les vaisseaux branchiaux efférents (veines branchiales ou artères épibranchiales) et que son vaisseau efférent contractait des rapports étroits avec l'orbite et l'œil. Cette connexion essentielle a été constamment vérifiée dans les divers travaux qui ont été consacrés à la pseudobranchie. Il y a naturellement, dans le détail, nombre de dispositions particulières qui ne peuvent étonner dans un système aussi variable que le système vasculaire.

Pour ce qui regarde les Sélaciens, la vascularisation pseudobranchiale a été étudiée après **Müller** par **Hyrtl**, puis par **Parker**, **Carazzi**, **Phelps Allis**. **Hyrtl** (1858 et 1872) a donné de belles figures des artères de la région, mais il reste hésitant sur la direction du sang dans les vaisseaux pseudobranchiaux. Ses successeurs n'ont pas eu les mêmes doutes à juste titre, et ils acceptent les idées de **J. Müller**. Ils ont fourni des données intéressantes pour différents points et que nous citerons en temps et lieu, mais qui concordent pour montrer que la circulation pseudobranchiale est dominée par ce fait que l'artère afférente vient toujours de la veine branchiale

de l'hémibranchie hyoïdienne et qu'elle naît à peu près au milieu de ce vaisseau (Fig. VI *a.psb.*). Se rapportant à la distribution ordinaire des vaisseaux branchiaux, telle que l'a décrite **Dohrn**, on peut imaginer que l'artère pseudobranchiale afférente provient de deux segments exactement ajustés l'un à l'autre et parfaitement continus qui sont : 1° un vaisseau de direction horizontale, court, naissant sur la veine hémibranchiale hyoïdienne et qui répond à l'anastomose transverse décrite par **Dohrn** entre les deux veines

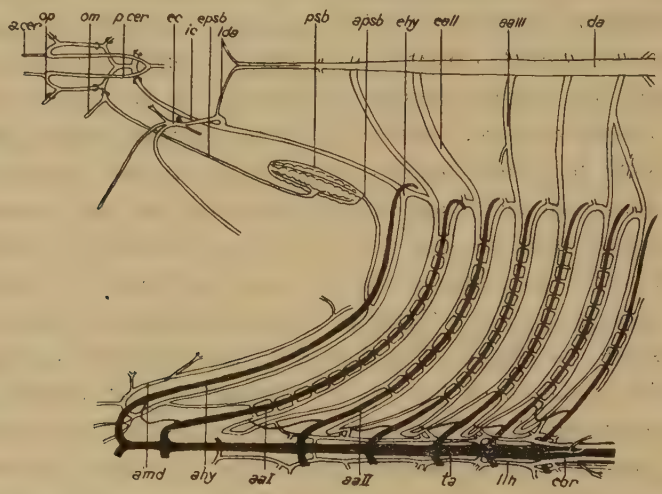

Fig. VI. — Rapports vasculaires de la pseudobranchie d'*Heptanchus cinereus* (dessin emprunté à Ph. Allis, 1912).

a.a. I, II, etc., artère afférente des I, II, etc., arcs branchiaux; *a. cér.* artère cérébrale antérieure; *a. hy.* artère afférente hyoïdienne; *a. md.* artère afférente mandibulaire; *a. psb.* artère afférente pseudobranchiale; *cor.* artère coronaire; *d. a.* aorte dorsale; *e. a. I, II*, etc., artère efférente des I, II, etc. arcs branchiaux; *e. c.* carotide externe; *e. hy.* artère efférente hyoïdienne; *e. psb.* artère efférente pseudobranchiale; *i. c.* carotide interne; *i. l. h.* artère hypobranchiale latérale interne; *l. d. a.* aorte latérale dorsale; *o. m.* artère grande ophtalmique; *op. art.* optique; *p. cér.* artère cérébrale postérieure; *psb.* pseudobranchie; *t. a.* tronc artériel.

branchiales d'un même arc; 2° un vaisseau ascendant qui n'est autre que le reste de l'arc mandibulaire.

De la pseudobranchie sort une artère efférente (Fig. VI *e.psb.*) qui se porte vers l'orbite et vers la base du crâne et qui constitue avec l'artère afférente un tronc fort important de la circulation céphalique à peu près parallèle à un tronc situé plus médialement et qui naît sur l'anastomose établie à l'extrémité dorsale des arcs entre la veine efférente de l'hémibranchie et la veine du premier arc. Pour la clarté de la description, on peut appliquer avec **Carazzi**,

à ces deux troncs les noms de carotide antérieure pour celui sur le parcours duquel est placée la pseudobranchie, de carotide postérieure pour le second. Ces deux troncs contractent des rapports intéressants avec différents organes de la région, si bien qu'il est difficile de parler de l'un sans l'autre.

La carotide antérieure arrivée à l'orbite donne à l'œil un rameau qui est l'artère grande ophtalmique (Fig. VI *om.*), puis se dirige en dedans vers la ligne médiane et s'unit avec son similaire de l'autre côté par une anastomose transverse de laquelle naît un rameau qui donne un vaisseau à l'œil et les artères cérébrales antérieures. Le schéma ci-joint d'**Allis** (Fig. VI) montre bien chez *Heptanchus* le trajet des artères afférente et efférente de la pseudobranchie. Chez *Selache maxima*, comme l'a montré **Carazzi**, l'artère carotide antérieure ne donne point à l'œil l'artère grande ophtalmique, mais forme un glomérule singulier constitué par un vaisseau de 1 mm. 5 de diamètre, long de 0 m. 20 et qui après s'être pelotonné sur lui-même se termine en un cul-de-sac. La présence de ce glomérule est rapprochée par **Carazzi** d'autres faits signalés par lui dans le système circulatoire des Sélaciens, qui paraissent en rapport avec la régulation de la pression sanguine et sur lesquels nous reviendrons plus loin. En résumé, le sang qui sort de la pseudobranchie, comme l'a dit **J. Müller**, va à la fois à l'œil et au cerveau.

La carotide postérieure, au contraire, bien que située d'une façon plus profonde, fournit davantage de vaisseaux à la face, ce qui explique le nom de carotide externe qui lui est parfois donné. Mais, comme son tronc d'origine est situé plus en dedans que celui de l'artère précédemment décrite, et a reçu pour cela le nom de carotide interne (Fig. VI, *i.c.*), il vaut mieux employer les dénominations de carotide antérieure et carotide postérieure pour éviter toute confusion. La carotide postérieure forme un segment de la partie caudale du cercle céphalique; après avoir reçu les artères vertébrales, elle se divise en deux branches : l'une externe qui pénètre dans l'orbite (artère orbitaire); l'autre qui se continue en dedans, et va s'unir à la similaire du côté opposé en formant avec elle l'extrémité antérieure du cercle céphalique placée un peu caudalement à l'anastomose transverse de la carotide antérieure avec laquelle elle entre en rapport de diverses manières, soit par la

formation d'un petit tronc court longitudinal, soit par la formation de croisements plus ou moins compliqués. Le rameau orbitaire pénètre dans le crâne et se divise en trois branches, l'une forme l'artère optique; les deux autres se distribuent l'une à la région maxillaire, artère maxillaire, l'autre à la région mandibulaire. artère mandibulaire.

On peut suivre ce trajet de la carotide postérieure dans le schéma ci-joint (Fig. VII) emprunté à **Carazzi** et qui représente la circulation céphalique de *Scyllium catulus*. Sur ce schéma, les trois branches de l'artère orbitaire ne sont pas figurées.

Nous n'insisterons pas sur d'autres détails, les variations anatomiques et les différences de nomenclature des divers auteurs empêchant de donner une description sans l'accompagner de très nombreuses figures.

Rappelons que l'irrigation de la pseudobranchie des Sélaciens par du sang artériel est un phénomène secondaire, puisqu'on sait depuis longtemps que cet organe est situé au début du développement sur le trajet du sang veineux et qu'il remplit sans conteste à ce moment-là et pendant un certain temps une fonction respiratoire par les longs filaments branchiaux externes dont il est pourvu comme les autres fentes respiratoires.

En résumé, la pseudobranchie se trouve chez les Sélaciens adultes sur le trajet d'un vaisseau artériel (réseau admirable porte-artériel) qui s'unit à celui du côté opposé et forme ainsi un demi-cercle placé au-devant du cercle céphalique avec lequel il est uni à ses deux bouts (veine hémibranchiale) et par son sommet. On peut supposer que, dans ce circuit, le réseau vasculaire pseudobranchial constitue un réservoir susceptible de recevoir une partie du sang de la tête dans les cas de changements brusques de pression. **Carazzi** (1905) a déjà insisté sur différentes dispositions du système vasculaire des Sélaciens paraissant en rapport avec cette fonction régulatrice de la pression sanguine. Il a signalé chez *Selache maxima* (p. 90-91) la grande richesse du réseau formé par les divisions des artères rénales à la surface ventrale du rein, et il a fait remarquer que l'abondance de ces vaisseaux paraissait bien plus en rapport avec la possibilité de servir de réservoir à une partie du sang chassé par un changement de pression, qu'avec la fonction rénale propre-

ment dite. Il a observé qu'il existe dans la circulation céphalique beaucoup de dispositions en rapport avec cette régulation sanguine : ce sont, en dehors du réseau pseudobranchial, les sinuosités très marquées de la carotide antérieure, très exactement figurées par **Hyrtl** chez *Mustelus* (1872), et les formations glomérulaires telles

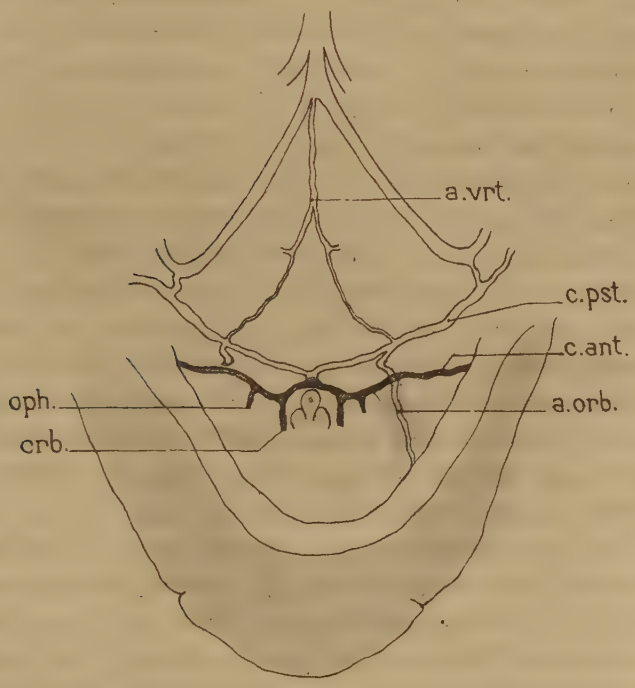

Fig. VII. — *Scyllium catulus.* Circulation céphalique vue par la face ventrale (d'après Carazzi).

a. vrt. artère vertébrale; *c. pst.* carotide postérieure; *c. ant.* carotide antérieure; *a. orb.* artère orbitaire; *oph.* artère grande ophtalmique; *crb.* artère cérébrale.

que celle qui existe sur la carotide antérieure de *Selache maxima* et le glomérule né sur l'artère orbitale (carotide postérieure), chez le même animal, et qui donne ensuite naissance à deux rameaux oculaires, l'artère grande ophtalmique et l'artère oculaire proprement dite.

CHAPITRE II

LA PSEUDOBRANCHIE DES GANOÏDES

Nous avons vu que dans toutes les espèces de Sélaciens, la pseudobranchie se présente avec les mêmes caractères généraux de situation, de rapports, de structure. Les différences qu'on peut y relever ne portent que sur des détails, mais l'idée générale qu'on doit se faire de l'organe reste toujours la même.

Dans le groupe des Ganoïdes, que nous allons maintenant étudier, il n'en est plus ainsi. Comme on le sait, ce groupe comprend actuellement des espèces peu nombreuses et qui sont à bien des points de vue très éloignées les unes des autres. En ce qui concerne la pseudobranchie, il faut envisager des cas particuliers en raison des différences portant, d'une part sur l'évent et sur le canal de l'évent, et d'autre part sur la présence ou l'absence de l'hémibranchie hyoïdienne. Celle-ci, comme nous l'avons vu, est constante chez les Sélaciens, c'est elle qui par son vaisseau efférent fournit le sang à la pseudobranchie. Chez les Ganoïdes, au contraire, l'hémibranchie hyoïdienne est inconstante et, lorsqu'elle existe, elle a subi des modifications si considérables qu'elle se trouve dans une situation et une disposition bien différentes de celles qu'on est habitué à lui voir chez les Sélaciens. De plus, la structure histologique de la pseudobranchie n'est pas la même chez tous les Ganoïdes. A ce point de vue, le genre *Amia* doit être mis à part; ses lamelles pseudobranchiales sont en effet pourvues, comme celle des Téléostéens, de cellules particulières que nous décrirons plus loin sous le nom de cellules acidophiles. A cause de cela, on peut rapprocher ce genre des Téléostéens, malgré la présence d'une poche de l'évent persistante. Au contraire, les genres *Acipenser*, *Polyodon* et *Lepidosteus* sont beaucoup plus sélachoïdes. Mais, même dans ces trois derniers genres, se voient des caractères qu'on trouve chez les Téléostéens, notamment pour ce qui a trait à certains rapports vasculaires de l'organe.

Aussi, en ce qui concerne la pseudobranchie, le groupe des

Ganoïdes nous paraît offrir un intérêt très considérable en raison précisément des caractères mixtes qu'il présente à prédominance téléostéoïde ou sélachoïde suivant les espèces.

Nous allons étudier d'abord *Acipenser* dont le cas se rapproche le plus des Sélaciens, puis *Polyodon* et *Lepidosteus* qui en sont assez voisins. Quant au genre *Amia*, nous reporterons son étude après celle des Téléostéens. La structure de sa pseudobranchie, d'une part, se comprendra mieux quand nous aurons exposé ce qu'est la cellule pseudobranchiale des Téléostéens et quelles sont les connexions de l'organe avec l'épithélium de surface. Sa relation si spéciale avec le canal de l'évent, d'autre part, nous permettra de nous rendre mieux compte des changements qui se produisent chez certains Téléostéens dans le territoire de la pseudobranchie, lorsque celle-ci gênée dans son développement n'a pas la place de s'étaler en éventail, comme elle devrait le faire.

ACIPENSER

Nous avons étudié *Acipenser sturio* L.

On sait depuis longtemps qu'on trouve chez *Acipenser*, indépendamment des quatre vraies branchies respiratoires, deux hémibranchies situées plus en avant et qu'on voit très bien lorsqu'on a écarté ou enlevé le paquet branchial (Fig. VIII). L'une d'elles siège à l'entrée de l'orifice pharyngien du canal de l'évent, c'est la pseudobranchie qui nous intéresse ici; l'autre est disposée en demi-cercle tout le long du bord de l'opercule, c'est la branchie operculaire; disons tout de suite qu'elle n'est pas autre chose que l'hémibranchie hyoïdienne.

La pseudobranchie d'*Acipenser* est, comme on vient de le voir, en rapport avec le canal de l'évent.

Le canal de l'évent d'Acipenser sturio L. — Il est ouvert à ses deux extrémités : l'orifice externe ou évent est minuscule; il siège sur la partie latérale de l'extrémité céphalique, à la limite de l'attache supérieure de l'opercule avec le crâne. Cet orifice déjà très petit est encore diminué d'étendue par la présence d'un petit nodule cartilagineux situé sur sa face antérieure; de plus, les os

du crâne débordent à son niveau et constituent une sorte de saillie qui vient encore masquer son ouverture. Dans son ensemble, cet orifice a la forme d'une fente verticale de très faibles dimensions; sur une tête d'*Acipenser sturio* L. de 0 m. 11 (de la pointe du museau au bord postérieur de l'opercule), il atteint à peine 2 millimètres. Lorsqu'on y passe une bougie très fine pour sonder le canal, on peut constater qu'elle s'enfonce d'abord perpendiculairement comme si elle allait buter sur la ligne médiane du crâne, puis elle change de direction, se dirige vers l'arrière et ressort dans le pha-

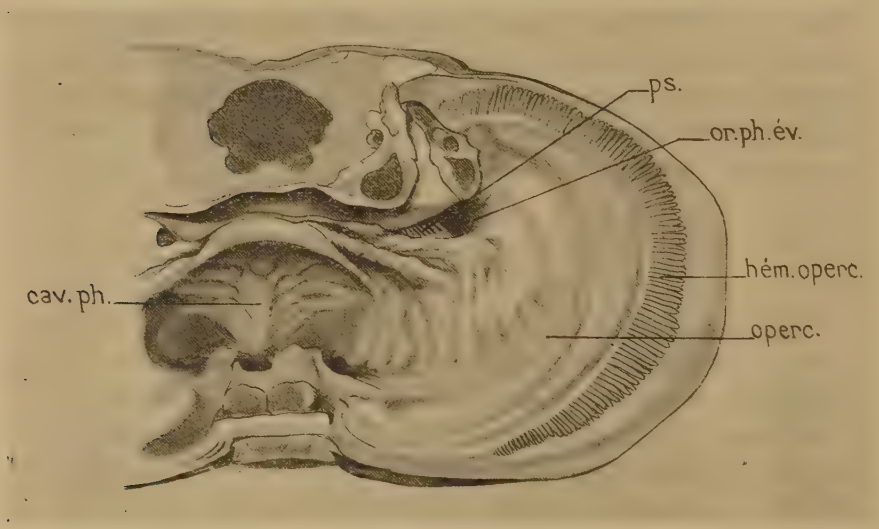

Fig. VIII. — Pseudobranchie et branchie operculaire d'*Acipenser sturio* vues en place. *ps.* pseudobranchie; *or. ph. év.* orifice pharyngien du canal de l'évent; *cav. ph.* cavité pharyngienne; *hém. opercul.* hémibranchie operculaire; *operc.* face interne de l'opercule.

rynx en passant en dessous de l'insertion supérieure du premier arc branchial vrai. Dans son ensemble, le canal de l'évent a donc une direction oblique de haut en bas, de dehors en dedans et d'avant en arrière, mais il a un trajet qui forme une demi-circonférence autour de l'hyo-mandibulaire. Dans sa moitié supérieure, il siège en avant de cette pièce squelettique, puis la contourne et vient plus bas s'appuyer contre sa face interne. C'est là que se trouve l'orifice pharyngien du canal. Celui-ci, contrairement à l'orifice externe, est très large; sur la tête dont il est question plus haut,

il avait près d'un centimètre. Il est aplati en forme de boutonnière et se montre avec un bord supéro-interne et un bord inféro-externe mais ses parois se laissent facilement distendre et il est probable que chez l'animal vivant, il doit prendre une forme en entonnoir. C'est sur le bord inféro-externe de cet orifice que se trouve la pseudobranchie qui masque donc partiellement l'embouchure du canal de l'évent dans le pharynx.

La pseudobranchie d'Acipenser sturio L. — Elle s'étale sur la paroi externe du canal en s'incurvant légèrement en couronne pour épouser la forme du canal; dans son ensemble, elle a une direction oblique en dedans et en avant; lorsqu'on enlève l'opercule et qu'on écarte les branchies, on voit son extrémité externe et on aperçoit ses lames qui fuient dans la profondeur du canal. La pseudobranchie adhère à la paroi par sa base qui est inférieure et par la plus grande partie de ses lames appuyées contre la paroi externe et antérieure du canal qui correspond à la face interne de l'hyomandibulaire. Si l'on supprime à ce niveau le plafond du canal de l'évent, on voit que la pseudobranchie est constituée par une quinzaine de lames dont les centrales sont les plus hautes et atteignent 7 millimètres environ sur un organe de 1 centimètre de longueur. Ces lames sont de forme pyramidale, larges en bas, effilées vers le haut. Elles portent des lamelles minces et disposées par paires de part et d'autre de la lame. Cette dernière n'est pas massive, comme dans la pseudobranchie des Sélaciens, elle a la largeur d'une lame de vraie branchie. Sur une coupe transversale, on distingue, du côté caudal, le vaisseau efférent qui a une structure d'artère avec une paroi épaisse, musculeuse et une lumière large et régulièrement ronde. Vers le milieu de la lame, se voit du cartilage qui correspond à la coupe arrondie d'une tige cartilagineuse comme celle qu'on trouve dans les lames branchiales et pseudobranchiales des Téléostéens. Enfin, du côté où la lame adhère à la paroi, se voit l'artère afférente à parois épaisses et qui s'ouvre bientôt du côté externe dans un corps caverneux irrégulier et qui s'étend vers la tige cartilagineuse. Ce corps caverneux rappelle celui que nous avons décrit chez les Sélaciens et à ce point de vue, la pseudobranchie d'*Acipenser* peut se comparer à celle de *Raja* où la lame est étroite

et les lamelles minces; mais ici chez *Acipenser*, le corps caverneux est beaucoup moins cloisonné que chez les Selaciens. Les travées sont moins nombreuses, beaucoup plus épaisses et ne sont le siège d'aucune prolifération cellulaire. Elles ne montrent, en effet, ni l'abondance de noyaux qui frappe lorsqu'on voit la formation vasculaire caverneuse de *Scyllium catulus*, ni les éléments sanguins jeunes qui traduisent l'hématopoïèse, ni les erythrocytes dégénérés et altérés qui sont la signature de l'hématolyse. Le corps caverneux d'*Acipenser* est tout à fait localisé à la base de la lame qui présente un élargissement à son niveau. Il se continue dans cette région avec celui des lames voisines; il existe donc, dans toute la zone où la pseudobranchie adhère à la paroi et surtout vers la base de l'organe, un corps caverneux vasculaire qui représente une assez vaste surface où le sang est obligé de ralentir son cours. On peut, sur les coupes de l'organe, se rendre compte de l'importance de cette nappe sanguine; les lamelles communiquent avec elle et vont de là s'ouvrir dans le vaisseau efférent. Elles ont donc une disposition identique à celle qu'on trouve dans les vraies branchies. Leur structure est la suivante (Fig. IX) : elles ne possèdent pas de cellules pseudobranchiales, ainsi que l'a fait remarquer **Vialli** (1925); en leur centre, on voit une lame vasculaire avec cellules en pilastres très régulièrement disposées et des noyaux engagés dans l'épaisseur même de la lame sur ses deux faces; de part et d'autre, un épithélium plat et mince doublé d'une lame sous-épithéliale importante et très facile à voir. Il y a donc, en dehors de la lame vasculaire, deux rangées de noyaux, c'est ce que **Vialli** a décrit récemment sous le nom d'épithélium externe et d'épithélium interne. Nous n'insistons pas ici davantage sur les détails de cette structure à laquelle nous attachons une importance considérable; nous y reviendrons plus loin (p. 101) lorsqu'il nous sera possible de montrer, par la comparaison avec d'autres cas, la signification et la valeur de ces deux couches externes et des noyaux inclus dans l'épaisseur de la lame vasculaire.

Si l'on tient compte des dimensions de l'organe, du petit nombre de ses lames, on peut dire que la pseudobranchie d'*Acipenser* est une hémibranchie rudimentaire. Mais, par son réseau vasculaire placé sur le trajet du sang artériel, elle mérite d'attirer l'atten-

tion, car elle constitue un territoire dans lequel la pression du sang qui s'en va plus loin à l'œil est nécessairement diminuée.

Rapports vasculaires de la pseudobranchie. — Pour bien les comprendre chez l'adulte, il faut voir d'abord chez l'embryon comment ils se forment.

Le développement des vaisseaux de la pseudobranchie a été étudié avec soin par **Ostroumoff** (1908) dont nous rapporterons ici brièvement les conclusions. Au stade de l'éclosion, l'embryon d'*Acipenser ruthenus* L. possède, se détachant du tronc artériel, deux arcs aortiques antérieurs, l'arc mandibulaire et l'arc hyoïdien

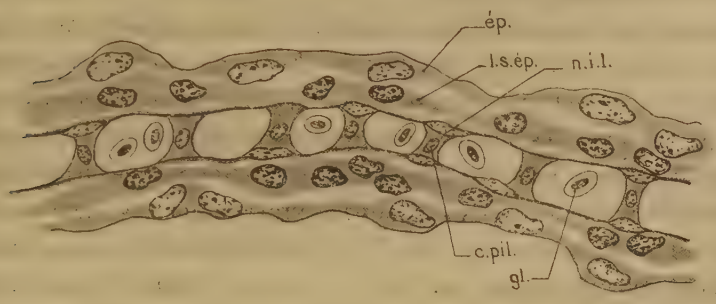

Fig. IX. — Lamelle pseudobranchiale d'*Acipenser sturio*.
(Reichert, oc. 4. obj. 1/12 mm. tir. 0; réduction de 1/3).

ép. épithélium de surface; *l. s. ép.* lame sous-épithéliale; *n. il.* noyau intra-lamellaire; *c. pil.* cellule en pilastres; *gl.* globules rouges.

qui naissent d'un tronc commun et sont en outre unis l'un à l'autre dans leur partie moyenne par une courte anastomose. En arrière d'eux, se voient les quatre autres arcs qui sont complets à la fin du premier jour du développement. Cette disposition ne dure pas longtemps; dès la fin de la première semaine du développement post-embryonnaire, l'union du premier arc aortique avec le tronc artériel s'oblitère; et de l'aorte ventrale part alors un tronc commun pour le deuxième et le troisième arc et en arrière un autre tronc commun pour les trois autres arcs.

Les feuillets branchiaux apparaissent d'abord sur le troisième et le quatrième arc, puis sur le deuxième, enfin sur le cinquième et le sixième. La branchie de l'évent se montre bien plus tardive-

ment, sa première apparition ne se fait que vers la fin de la deuxième semaine; à ce moment, l'arc aortique du premier arc n'est déjà plus en rapport avec le tronc artériel, mais il reste en relation avec le deuxième arc par l'anastomose plus haut mentionnée. Celle-ci vient du vaisseau efférent du deuxième arc, c'est-à-dire du vaisseau operculaire efférent; la branchie de l'évent reçoit donc dès le début de son existence du sang artériel par son artère afférente qui n'est autre que la partie inférieure du segment dorsal de l'arc mandibulaire; dans cette artère afférente vient s'ouvrir, indépendamment du vaisseau operculaire ou du moins de son segment ventral (car son segment dorsal arrive à l'aorte dorsale), un prolongement ventral de l'artère efférente du troisième arc, c'est-à-dire du premier arc branchial vrai. De la sorte, le sang qui arrive à la branchie de l'évent est du sang artériel venu du deuxième et du troisième arc, c'est-à-dire de la branchie operculaire d'une part et du premier arc branchial vrai d'autre part. La pseudobranchie d'*Acipenser*, à cause de son développement tardif, postérieur à la séparation de l'arc mandibulaire d'avec l'aorte ventrale, n'a pu à aucun moment avoir une fonction respiratoire. Il est intéressant de remarquer, comme l'avait fait déjà **H. Virchow** (1890, C), que cette double origine de l'artère afférente de la pseudobranchie rappelle par son origine hyoïdienne ce qui se passe chez les Sélaciens, et par son origine branchiale ce que l'on observe chez les Téléostéens. L'artère afférente spiraculaire ainsi formée arrive à la pseudobranchie et l'aborde par son extrémité latérale, ses rameaux s'ouvrent dans le réseau caverneux dont nous avons montré plus haut l'importance et qui occupe toute la base de l'organe en s'étendant vers sa surface antérieure. L'artère efférente spiraculaire, qu'on peut désigner avec **Ostroumoff** sous le nom de carotide antérieure interne, va se jeter directement dans la carotide interne, c'est-à-dire dans le cercle céphalique d'où partent les artères cérébrales; mais avant sa réunion avec le cercle céphalique, la carotide antérieure donne l'artère grande ophtalmique.

La branchie operculaire dont il a été question dans l'exposé qui précède n'est autre, comme le montre le développement, que la branchie du deuxième arc ou branchie hyoïdienne; c'est une hémibranchie respiratoire comme celle des Sélaciens, mais par suite de

la formation d'un opercule commun à toutes les branchies, l'organe a perdu sa situation primitive et se trouve reporté sur l'opercule; il est placé parallèlement au bord postérieur de celui-ci, tout le long de ce bord dont il épouse la forme en demi-cercle très régulier. La branchie operculaire est donc très étendue, elle possède un nombre considérable de lames accolées à l'opercule par leur face externe et par leur base qui est antérieure; nous en avons compté 120 environ, mais très courtes; chez un *Acipenser* de grande taille où les lames branchiales vraies avaient 0 m. 035 de longueur, les lames de la branchie operculaire n'en avaient que 0,015. Les lamelles portées par ces lames sont nombreuses et ont une structure de lamelles de vraie branchie, ainsi que l'a récemment montré **Vialli**. Par sa structure et par sa vascularisation et malgré la diminution de dimensions de ses lames, la branchie operculaire n'en est donc pas moins exactement comparable à une branchie respiratoire. Elle reçoit, en effet, du sang veineux par le tronc artériel ventral. Quant à son artère efférente, comme l'indique **Ostroumoff**, elle est réduite à un très fin réseau, de sorte que la masse principale du sang, venant de s'hématoser dans la branchie operculaire, va à la pseudobranchie par l'anastomose avec l'artère afférente spiraculaire dont nous avons parlé plus haut.

POLYODON

Polyodon folium Lac. qui est très voisin par le reste de sa structure d'*Acipenser*, présente dans son appareil branchial une différence importante vis-à-vis de celui d'*Acipenser*, à savoir l'absence d'une hémibranchie operculaire.

On trouve chez *Polyodon* adulte quatre vraies branchies de très grandes dimensions et qui sont recouvertes dans leur totalité par un opercule dont le bord postérieur très allongé s'étire en pointe dirigée caudalement. A la face interne de ce vaste opercule, on cherche vainement, en quelque point que ce soit, trace de feuillets branchiaux; il n'y a pas de branchie operculaire. Lorsqu'on vient à l'écarter, on n'aperçoit pas de pseudobranchie et cependant il en existe une, mais elle ne fait pas saillie dans la cavité operculaire, elle se trouve cachée dans le canal de l'évent et comme celui-ci

a son orifice pharyngien complètement masqué, il n'est pas possible d'apercevoir à un premier examen cet orifice et son contenu, ainsi qu'on peut le faire chez *Acipenser*.

Le canal de l'évent. — Il existe toute la vie chez *Polyodon* avec ses deux orifices externe et interne, comme cela se voit chez l'Esturgeon et chez la plupart des Sélaciens. L'orifice externe est petit, mais se remarque facilement en raison du caractère lisse de la surface du corps de l'animal. Sur un exemplaire de 0 m. 60 de longueur possédant une spatule de 0 m. 22, nous avons noté que les évents siègent à un centimètre et demi en arrière des yeux; ces derniers sont nettement latéraux, tandis que les évents plus haut placés sont en situation presque dorsale. L'orifice de l'évent a la forme d'une petite fente orientée longitudinalement, légèrement oblique de haut en bas et d'avant en arrière; sur l'exemplaire en question, ses dimensions étaient de 5 millimètres. L'orifice est en partie caché en avant par un léger soulèvement de la peau qui forme à son niveau une sorte de valvule. En écartant les deux lèvres supérieure et inférieure de cette fente, on peut passer une bougie molle qui permet de suivre le trajet du canal; celui-ci se dirige en dedans et un peu en bas, et sa paroi inférieure est en même temps légèrement antérieure. Il s'ouvre dans le pharynx par un orifice qui n'est guère plus large que l'orifice extérieur et qui est totalement caché par l'angle très aigu, ouvert en dehors et en arrière, que fait le premier arc branchial vrai avec l'hyo-mandibulaire. En écartant ces deux tiges cartilagineuses, on augmente l'ouverture de l'angle et on peut alors seulement apercevoir l'orifice pharyngien du canal de l'évent et la branchie qui s'y trouve.

La pseudobranchie de Polyodon folium. — Elle siège sur la paroi inférieure et antérieure du canal et a sa base d'insertion en dedans et en arrière. L'organe est formé de quinze lames environ, de taille différente, les plus longues au centre, adhérant à la paroi du canal sauf par leur extrémité tournée en dehors. Ces lames sont disposées en une rangée simple : il s'agit donc d'une hémibranchie. Sur l'exemplaire signalé plus haut, l'organe avait 8 millimètres de longueur à sa base, et était de couleur brune qui tranchait nettement sur la teinte plus claire des tissus voisins. C'est donc là un organe

bien petit si on le compare aux branchies du même animal; la numération et la mensuration des lames, sont à ce point de vue bien démonstratives. Chacune des vraies branchies possède deux rangées, composées l'une et l'autre de 200 lames environ atteignant en certains points 0 m. 015, alors que la branchie de l'évent est bien insignifiante avec ses quinze lames ayant tout au plus 7 millimètres. En ce qui concerne les lamelles, même remarque; elles sont serrées par centaines de part et d'autre des lames branchiales alors que, dans la branchie de l'évent, on n'en compte guère plus d'une vingtaine sur chaque lame. Ces lamelles ont pour caractéristique d'être courtes, et d'être constituées par une lame vasculaire centrale large montrant de belles cellules en pilastres; de part et d'autre de la lame vasculaire, se voit un épithélium de revêtement mince, plat, et réduit à une seule couche de cellules. Pas plus que chez les Sélaciens et chez *Acipenser*, il n'existe dans les lamelles pseudobranchiales de *Polyodon* d'assise de cellules acidophiles. Les capillaires des lamelles communiquent avec les vaisseaux afférent et efférent des lames. Ceux-ci se voient très bien sur une coupe transversale de l'organe; le vaisseau afférent siège du côté où adhèrent les lames, il n'est pas régulier, car sa paroi épaisse présente des expansions caverneuses. Le vaisseau efférent a aussi une structure d'artère, mais il n'est pas cavernisé, sa section ronde montre qu'il a de très grandes dimensions par rapport à la largeur totale de la lame. Entre les deux vaisseaux, se voit la section d'une tige cartilagineuse comparable à celle des lames branchiales.

Tous ces détails montrent que la pseudobranchie de l'évent de *Polyodon* est, comme celles que nous avons étudiées jusqu'ici, une hémibranchie rudimentaire par le petit nombre de ses lames et de leurs lamelles. La vascularisation de celles-ci est, comme on l'a vu, assurée par des lamelles à pilastres et il n'y a pas à la base des lames de corps caverneux d'étendue comparable à celui des Sélaciens ou même d'*Acipenser*. Néanmoins, les dimensions des vaisseaux efférent et surtout afférent sont plus grandes qu'on ne pourrait s'y attendre, d'après les faibles dimensions des lames, et l'ensemble de la vascularisation de l'organe montre une importance qui attire l'attention et confirme le rôle que nous attribuerons plus loin à la pseudobranchie dans le système circulatoire de la tête.

Rapports vasculaires de la pseudobranchie. — Les connexions de ce réseau pseudobranchial avec le reste des vaisseaux de la tête ont été bien étudiés par **Allis** (1911) et par **Danforth** (1912); ce dernier en a donné de très belles figures. L'origine du vaisseau afférent de la pseudobranchie chez *Polyodon* est tout autre que celle observée jusqu'ici. En effet chez les Sélaciens, de même que chez *Acipenser* qui présentent les uns et les autres une hémibranchie hyoïdienne, le sang est apporté au reste de l'arc mandibulaire, qui constitue la partie proximale de l'artère afférente pseudobranchiale, par l'anastomose horizontale venue de la partie moyenne de la veine hémibranchiale hyoïdienne. Chez *Polyodon*, l'absence de cette hémibranchie hyoïdienne entraîne celle de cette anastomose. D'autre part, la présence de la fente hyobranchiale s'oppose à la constitution d'un vaisseau horizontal passant dans la partie moyenne. Ches les Poissons précédemment étudiés, l'anastomose traversait les portions fusionnées des arcs mandibulaire et hyoïdien résultant de la limitation de la première fente branchiale à sa portion dorsale. Cette disposition n'étant plus réalisable, il est nécessaire que les connexions avec la pseudobranchie s'établissent, soit par l'intermédiaire de l'extrémité dorsale, soit par l'intermédiaire de l'extrémité ventrale de la première veine branchiale vraie. Dans *Polyodon*, c'est le dernier cas qui se produit et l'origine de l'afférente pseudobranchiale est fournie par l'extrémité inférieure ou ventrale de la première veine branchiale. Quant à l'artère pseudobranchiale efférente, elle va se jeter dans le cercle céphalique et donne naissance, à son embouchure même sur ce dernier, à l'artère grande ophtalmique. Nous verrons plus loin que dans d'autres cas d'absence d'hémibranchie hyoïdienne, comme chez les Téléostéens, on peut observer l'une ou l'autre des deux dispositions que nous venons de signaler.

LEPIDOSTEUS

Le cas de *Lepidosteus osseus* L. que nous allons maintenant étudier, paraît, à un premier examen, très éloigné de ce que nous avons décrit chez *Acipenser* et chez *Polyodon*. C'est qu'en effet chez

Lepidosteus adulte les modifications, qui se sont produites au niveau du canal de l'évent, ont amené un changement appréciable dans la situation et les rapports de la pseudobranchie et c'est par l'étude embryologique seule qu'on peut arriver à comprendre les choses.

Lorsqu'on examine une tête de *Lepidosteus* adulte, on cherche vainement sur la cuirasse qui la revêt, la moindre fossette ou le moindre enfoncement pouvant représenter un évent. Il n'y en a pas et il n'y en a jamais eu à aucun moment, même dans les stades les plus primitifs du développement (**Fr. Müller,** 1897). Si l'on écarte l'opercule et les branchies de l'animal, on cherche vainement aussi un orifice pharyngien du canal de l'évent. Cet orifice existe cependant, mais il est très petit, de dimensions microscopiques, 25μ environ. Du moins, telles sont les dimensions que nous lui avons trouvées chez un jeune *Lepidosteus* mesurant 65 millimètres de long et dont l'aspect extérieur était tout à fait celui de l'adulte. Nous ne savons si cet orifice se sera fermé ultérieurement, en tous cas, nous n'avons pu le rencontrer sur des têtes de *Lepidosteus* de plus grande taille et mesurant à elles seules 0 m. 09 (de la pointe du museau au bord postérieur de l'opercule).

Les feuillets branchiaux de l'opercule chez Lepidosteus. — Si l'on dégage le paquet branchial de façon à laisser voir en place la face interne de l'opercule et l'extrémité craniale de la cavité operculaire, on remarque (Fig. X) la présence de feuillets branchiaux appliqués intimément aux parois et disposés sur un seul rang à la manière d'une hémibranchie. Ces feuillets branchiaux constituent deux groupes ayant chacun une forme d'éventail, l'un externe à direction verticale, l'autre interne à direction transversale. Ils arrivent presque au contact par une de leurs extrémités et donnent ainsi l'impression d'être continus l'un avec l'autre et de constituer un seul et même organe. Cependant **J. Müller** (1839) avait très justement considéré le groupe interne comme constituant la pseudobranchie et le groupe externe comme constituant la branchie operculaire ou hyoïdienne, cette dernière seule étant respiratoire. Mais après lui, **Balfour** (1882), **Wright** (1885), le premier en particulier, n'avaient pas suffisamment distingué la pseudobranchie de l'hémibranchie hyoïdienne.

Fr. Müller, dans son important travail (1897) rétablit les choses par l'étude embryologique en montrant qu'il s'agit incontestablement de deux organes bien distincts, se développant séparément, l'un antérieur, la branchie de l'évent ou pseudobranchie, l'autre postérieur, la branchie hyoïdienne, organe respiratoire. Les rapports de voisinage immédiat qu'ont ces deux organes chez l'adulte, leur continuité apparente plus ou moins marquée sont choses secondaires. L'étude du développement, ici comme dans bien

Fig. X. — Pseudobranchie et branchie operculaire de *Lepidosteus osseus* vues en place. *ps.* pseudobranchie; *cav. ph.* cavité pharyngienne; *hém. operc.* hémibranchie operculaire *operc.* face interne de l'opercule.

d'autres cas, résout le problème en montrant les dispositions initiales. Les recherches de **Fr. Müller** portent sur l'étude de six embryons de *Lepidosteus* assez régulièrement sériés depuis 8 millimètres jusqu'à 33 millimètres. De ses travaux, il résulte un certain nombre de points bien établis : et d'abord, à aucun moment, même au stade le plus jeune qui correspond à celui de l'éclosion, il n'existe de canal de l'évent à proprement parler; il y a seulement une invagination borgne du pharynx qui se dirige de dedans en dehors, de bas en haut et d'avant en arrière; cette invagination se poursuit par un

cordon cellulaire plein qui arrive jusqu'au plan profond de la peau. En d'autres termes, il n'y a jamais d'évent, c'est à-dire d'orifice externe de la fente hyo-mandibulaire, il ne se forme que la portion pharyngienne de cette fente, légèrement dilatée sous forme d'une poche. La poche hyo-mandibulaire apparaît tardivement, bien après les autres fentes branchiales, et chose étonnante, dit **Fr. Müller**, son état le plus grand répond à un moment où le développement embryonnaire touche à sa fin. Cette formation tardive se voit aussi en ce qui concerne les feuillets de l'une ou de l'autre branchies (operculaire et spiraculaire). Celles-ci ne se montrent que lorsque le sac vitellin a disparu, après la consommation du vitellus, c'est-à-dire chez un embryon au stade V de **Fr. Müller**, embryon de 26 millimètres, à un moment où les vraies branchies sont formées depuis longtemps. La pseudobranchie apparaît sous forme d'un bourrelet situé ventralement à la poche de l'évent et à quelque distance caudalement de son orifice, tandis que la branchie hyoïdienne apparaît encore plus tard et siège sur la paroi de l'opercule. Chez un embryon de 33 millimètres, ces deux organes sont achevés; mais il faut remarquer que, à ce stade, l'orifice pharyngien de la poche de l'évent existe toujours. Les recherches de **Fr. Müller** s'arrêtent là, puisque cet embryon de 33 millimètres est le plus avancé de ceux qu'il a décrits.

J'ai eu l'occasion d'étudier quelques embryons de *Lepidosteus* à des stades intermédiaires à ceux qu'a observés **Fr. Müller**, ce qui me permet d'ajouter quelques détails à sa description. J'ai observé un début de formation de la pseudobranchie chez un embryon de 22 millimètres (Fig. XI). Elle se présente comme une lame saillante parcourue à sa base par un gros vaisseau et qui est située sous la voûte du pharynx immédiatement en arrière de l'orifice pharyngien de l'évent, par conséquent en dehors du canal spiraculaire. Cette disposition se conserve du reste pendant tout le cours du développement; jamais, chez *Lepidosteus*, la pseudobranchie n'est intra-spiraculaire; cela se voit notamment très bien dans la coupe frontale d'un embryon de *Lepidosteus* de 55 millimètres; cette situation est bien visible dans la Figure XII. Les lamelles de la pseudobranchie siègent sur le bord latéral d'une sorte de canal existant de chaque côté de la base du crâne à quelque distance en arrière de l'orifice pharyngien de l'évent représenté par le petit diverti-

cule qui siège près de l'extrémité craniale de ce canal (Fig. XII, *p. év.*,). Ce canal n'est autre chose qu'une gouttière de la voûte du pharynx.

Fig. XI. — Coupe transversale d'un embryon de *Lepidosteus osseus* de 22 millimètres (Reichert, oc. 4, obj. 4, tir. 0; réduction de 1/5.)
p. év. poche de l'évent; *h. m.* hyo-mandibulaire; *b. ps.* bourgeon pseudobranchial.

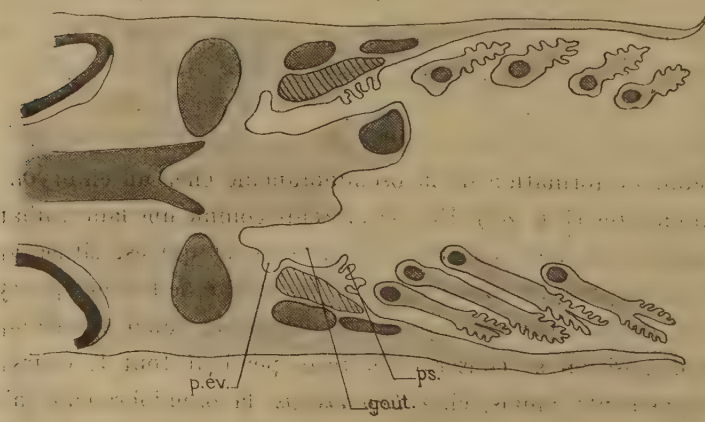

Fig. XII. — Coupe frontale d'un embryon de *Lepidosteus osseus* de 55 millimètres. (Reichert, oc. comp. 4, obj. 0, tir. 0; réduction de 1/3).
ps. pseudobranchie; *p. év.* poche de l'évent; *gout.* gouttière.

Les lamelles pseudobranchiales font pour le moment saillie dans la cavité pharyngienne, mais cette situation ne se conserve pas,

parce que dans l'accroissement ultérieur des parties, elles sont transportées un peu en dehors, de façon à faire saillie dans la cavité sous-operculaire. Ce transport est facile à comprendre. On voit (Fig. XIII) que les lamelles pseudobranchiales sont très voisines de la fente hyo-branchiale. Il leur est facile de glisser par cette dernière en dehors du pharynx et de prendre la situation qu'elles occupent chez l'adulte, c'est-à-dire de s'étaler transversalement dans le fond de la cavité sous-operculaire ou mieux contre la paroi craniale de cette dernière qui s'étend à peu près transversalement

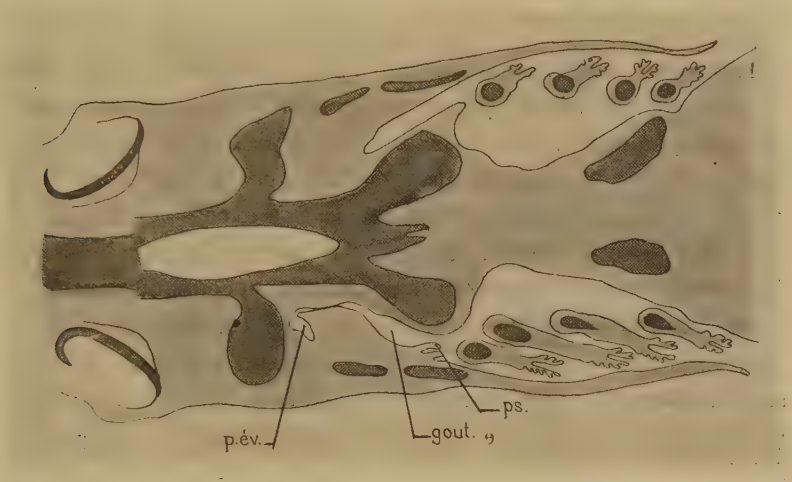

Fig. XIII. — Coupe frontale d'un embryon de *Lepidosteus osseus* de 55 millimètres; coupe plus dorsale que la précédente.

entre la colonne vertébrale, contre laquelle viennent s'appuyer les extrémités dorsales des arcs branchiaux, et l'opercule qui est situé en dehors et qui se continue longuement en arrière. Chez un *Lepidosteus* de 0 m. 065, le glissement en question n'est pas encore complètement effectué, et, en suivant la série des coupes, on se rend compte que l'organe chevauche à la fois la cavité pharyngienne et la cavité operculaire; ses lames sont obliques et leurs extrémités sont recourbées vers l'orifice pharyngien de la poche de l'évent qui est encore visible, ainsi que nous l'avons signalé plus haut. On comprend bien dès lors les rapports offerts par l'adulte et l'on s'explique aussi le passage apparent de la pseudobranchie

à la branchie operculaire. Il est dû simplement à ce fait que la pesudobranchie se développe très tard et qu'elle est obligée de se loger en dehors de la cavité pharyngienne; pour cela, elle ne peut s'étendre que dans la portion craniale de la cavité sous-operculaire, et, comme elle possède une étendue assez marquée, elle doit forcément arriver à rejoindre la branchie operculaire développée dans la même région. Mais, je le répète, cette continuité n'est qu'apparente; il est facile de voir que les vaisseaux des deux organes ne se continuent pas les uns dans les autres et restent toujours distincts.

Rapports vasculaires de la pseudobranchie. — La description par **Fr. Müller** du développement des connexions vasculaires générales de la pseudobranchie et de la branchie hyoïdienne, corroborée par de beaux dessins très clairs, achève de prouver l'indépendance complète des deux formations. Son exposé donne une idée très nette de l'état primitif des arcs aortiques chez *Lepidosteus* et des modifications importantes qui se produisent au cours du développement. Au début, alors que la pseudobranchie n'est pas encore formée, du tronc artériel se détache un tronc commun qui donne les vaisseaux aortiques du premier et du deuxième arcs. Mais bientôt, la communication du premier avec le tronc artériel disparaît et c'est par une anastomose transversale que le sang venant de l'arc hyoïdien arrive à l'arc mandibulaire. Cette anastomose contribuera plus tard à former une partie de l'artère afférente de la pseudobranchie. Celle-ci à l'état adulte vient de deux sources : de la portion ventrale de la veine branchiale efférente du premier arc branchial vrai, et de la branchie operculaire ou hyoïdienne. Ces deux troncs d'origine se rencontrent un peu au-dessous de l'anastomose transversale dont il a été question plus haut; leur tronc commun se continue vers la portion craniale de celle-ci, l'atteint bientôt et par elle aborde la pseudobranchie, où elle se distribue de la manière ordinaire. L'artère pseudobranchiale efférente, comme chez *Acipenser*, *Polyodon* et les Sélaciens, donne un rameau pour l'œil, l'artère grande ophtalmique et va se jeter dans le cercle céphalique. En somme, les choses se passent au point de vue de la vascularisation d'une manière analogue à ce qui existe chez *Acipenser*. La pseudo-

branchie reçoit du sang artériel du premier arc branchial vrai et de l'hémibranchie operculaire.

Structure de la pseudobranchie. — Il est donc acquis que la pseudobranchie de *Lepidosteus* répond absolument à une pseudobranchie de l'évent déplacée. Sa structure se rapproche beaucoup de celle de la pseudobranchie d'*Acipenser*; son aspect extérieur est plus semblable à celui des vraies branchies que dans les cas précédents, et cela s'explique tout naturellement par le fait qu'elle est libre et saillante dans la cavité sous-operculaire au niveau de laquelle elle a pu prendre un développement qui se rapproche un peu de celui des vraies branchies, ce qui du reste n'a pas peu contribué à la faire confondre avec la branchie operculaire. Ses lames sont relativement plus nombreuses et en tous cas sont pourvues individuellement d'un nombre de lamelles plus considérable que dans les cas jusqu'ici étudiés. Toutefois, sa structure se rapproche des pseudobranchies des Sélaciens et d'*Acipenser* en ce qu'elle ne renferme aucune cellule acidophile, ainsi que l'a vu **Vialli**.

Chaque lamelle renferme une nappe vasculaire avec des cellules en pilastres régulièrement distribuées. Ces lamelles sont elles-mêmes très développées étant donné leur nombre; mais on ne trouve pas sur le trajet du vaisseau afférent de formation caverneuse aussi importante que chez *Acipenser*, et, sous ce rapport, je dois dire que mes préparations me portent à considérer cette diminution comme plus marquée encore que ne l'a déjà reconnu **Vialli** (1926, A, p. 84-85). Ici, l'étendue des lamelles suppléerait, dans la surface du réseau vasculaire, à la diminution des formations caverneuses de telle sorte que la pseudobranchie, grâce à son développement, posséderait un réseau vasculaire, analogue comme importance à celui des pseudobranchies précédentes.

La structure des lamelles pseudobranchiales, chez un *Lepidosteus* de 0 m. 065, s'est montrée identique à celle de la pseudobranchie d'*Acipenser* : noyaux inclus dans la lame vasculaire et en dehors de celle-ci, deux rangées de noyaux répondant aux assises externe et interne. L'absence de cellules acidophiles est manifeste et rapproche le cas de *Lepidosteus* de ceux des Sélaciens, d'*Acipenser* et de *Polyodon*. Toutefois, la pseudobranchie de *Lepidosteus* rappelle

surtout celle d'*Acipenser* : on y observe non seulement la même structure, mais encore les mêmes rapports vasculaires. Dans les deux cas, en effet, l'organe reçoit son sang, d'une part de l'hémibranchie hyoïdienne comme chez les Sélaciens, d'autre part de la première branchie comme chez les Téléostéens. Si ce n'était chez *Lepidosteus* la migration de la pseudobranchie en dehors et en arrière de l'évent vers la cavité operculaire, l'identité avec le cas d'*Acipenser* serait complète.

***

Pour les raisons données plus haut, on trouvera l'étude d'*Amia* après l'exposé de la structure générale des pseudobranchies des Téléostéens, dans le chapitre consacré aux pseudobranchies enfermées.

Nous regrettons de n'avoir pu étudier ni *Scaphirhynchus*, ni *Polypterus*. Le premier ne possède, d'après **J. Müller**, ni évent, ni pseudobranchie, malgré l'existence d'une branchie operculaire. Le second, Crossoptérygien voisin des Ganoïdes, n'a ni pseudobranchie, ni branchie operculaire, mais possède un évent.

CHAPITRE III

LA PSEUDOBRANCHIE DES DIPNEUSTES

En raison de la rareté du matériel, nous n'avons pu faire porter nos recherches que sur des exemplaires peu nombreux. Nous avons étudié *Ceratodus Forsteri* Krefft et *Protopterus annectens* Owen.

CERATODUS FORSTERI

Nous avons fait l'étude d'un *Ceratodus* de 60 centimètres de longueur totale conservé dans l'alcool. La tête, de la pointe du museau au bord postérieur de l'opercule, a 12 centimètres. L'opercule est souple et il est facile de voir, par simple écartement, quatre branchies complètes en forme d'arcs à direction dorso-ventrale, légèrement concaves en avant. Il n'y a pas d'évent extérieur. On

sait du reste par les recherches de **Kellicott** que la poche hyo-mandibulaire de *Ceratodus* ne se perfore jamais. On ne voit pas non plus du côté du pharynx d'orifice interne de la poche de l'évent. On note sur la face interne de l'opercule, en avant de la première branchie, la présence d'une hémibranchie de dimensions réduites et strictement localisée dans la région dorsale. Elle est appliquée contre la paroi à laquelle elle adhère intimément. Elle a une longueur totale de 25 millimètres et est constituée de 28 lames. Elle a la forme d'un éventail; ses lames centrales atteignent 10 millimètres de hauteur, tandis que celles des extrémités arrivent à ne mesurer que 5 millimètres. Ces lames ont leurs pointes orientées en haut et en arrière et sont élargies à leurs bases qui reposent sur un arc saillant de direction presque transversale présentant à sa face inférieure des dents régulièrement espacées.

Cette hémibranchie operculaire est en réalité une pseudobranchie, ainsi que l'ont montré les recherches de **Greil** (1907). Dans ce travail, l'auteur signale en passant l'organe sensoriel de la poche hyo-mandibulaire, homologue à ceux étudiés dans d'autres espèces de Dipneustes par **Pinkus** (1895) et par **Agar** (1906). Il montre qu'il est formé d'une plaque de cellules sensorielles et qu'il dérive de l'extrémité dorsale de la première poche branchiale, dans laquelle s'enfonce une placode ectodermique. Dans l'exemplaire de 62 millimètres étudié par **Greil**, il communiquait avec l'intestin branchial par un étroit passage, s'ouvrant en dedans de la pseudobranchie. Pour ce qui a trait à cette dernière, **Greil** a suivi la disposition des vaisseaux au cours du développement. Les arcs mandibulaire et hyoïdien ont au début une racine commune partant de l'extrémité craniale du tronc artériel. Un bourgeon vasculaire ne tarde pas à se former entre la base de cette racine et le troisième arc aortique : c'est l'ébauche de la partie ventrale du vaisseau efférent antérieur du troisième arc. Plus tard, le tronc artériel se sépare, en arrière de ce vaisseau efférent, de la racine commune des deux premiers arcs qui ne sont dès lors en relation avec l'appareil branchial que par ce vaisseau branchial efférent qui leur porte du sang artériel. Quand la pseudobranchie se forme, on voit que son vaisseau efférent n'est autre que la partie dorsale de l'arc mandibulaire qui se continue dans la carotide antérieure. La partie de l'aorte dorsale placée

entre les embouchures des arcs mandibulaire et hyoïdien, s'oblitère et la portion dorsale de l'arc hyoïdien devient la carotide postérieure. Quant au vaisseau afférent de l'organe, il résulte pour **Greil** de l'accroissement de la partie ventro-latérale de l'arc hyoïdien. Il est indiscutable toutefois, et c'est l'opinion de **Greil**, qu'il s'agit d'une branchie de l'évent, c'est-à-dire du premier arc. Ultérieurement, elle grandit rapidement et s'étend sur la face interne de l'opercule, comme c'est le cas chez *Lepidosteus* et dans la grande majorité des Téléostéens. C'est une pseudobranchie puisqu'elle est manifestement placée sur des voies artérielles. **Allis** (1914) a étudié aussi la vascularisation de cet organe chez l'adulte et ses données, malgré des différences de nomenclature, s'accordent avec les faits exposés par **Greil**.

L'étude microscopique de la pseudobranchie de *Ceratodus* nous a montré que chaque lame porte un nombre considérable de lamelles. Vue en coupe transversale, une lame montre du côté où l'organe adhère à la paroi, la branche du vaisseau afférent, vaisseau de calibre irrégulier, présentant des expansions caverneuses, comme celui d'*Acipenser*; enfin, du côté du bord libre de la lame, se voit la branche du vaisseau efférent. Les lamelles, de part et d'autre de la lame, sont disposées obliquement; elles présentent, en leur centre, une nappe vasculaire pourvue de nombreuses cellules en pilastre et en dehors d'elle un revêtement de cellules plates. L'état de fixation des pièces ne nous a pas permis de voir s'il existait au niveau de ces lamelles plusieurs assises de cellules. Nous pouvons seulement affirmer l'absence de cellules pseudobranchiales, et dire que le revêtement cellulaire, périvasculaire des lamelles ne nous a pas paru plus épais qu'au niveau des lamelles branchiales vraies du même animal.

Il s'agit donc chez *Ceratodus* d'une pseudobranchie dépourvue de cellules pseudobranchiales et dont le vaisseau afférent présente à la base des plumules un réseau caverneux qui ralentit, à n'en pas douter, le courant sanguin.

PROTOPTERUS ANNECTENS

L'appareil branchial de *Protopterus* est bien connu. Nous avons pu l'observer dans deux exemplaires de la collection de M. le Pr **Vialleton**. Il comprend chez l'adulte, six arcs à concavité antérieure

peu marquée; le plus cranial porte une hémibranchie rappelant par sa disposition l'hémibranchie hyoïdienne des Sélaciens. Les deux suivants sont absolument dépourvus de lames et se trouvent donc réduits à leur pièce squelettique. Enfin, les trois plus caudaux portent des branchies complètes, sauf le dernier qui est réduit à une hémibranchie.

L'étude histologique de l'hémibranchie craniale nous a montré au niveau de ses lamelles une structure absolument identique à celle des vraies branchies du même animal, c'est-à-dire un revêtement épithélial mince autour d'une lame vasculaire à pilastres. Du reste, les auteurs qui ont étudié la région branchiale de cet animal, n'hésitent pas sur la valeur respiratoire de cette hémibranchie. **Bridge** dans « The Cambridge natural history » donne un schéma de l'appareil branchial où il est facile de voir que cette hémibranchie reçoit son sang de l'artère branchiale afférente du premier arc, c'est-à-dire de l'aorte ventrale et est, à n'en pas douter, un organe respiratoire. Le vaisseau qui part de cette hémibranchie est désigné par **Pinkus** sous le nom d'artère efférente hyoïdienne. Cet auteur (1895) a fait une étude de la vascularisation céphalique chez *Protopterus* à propos de ses recherches sur l'organe sensoriel spiraculaire de cet animal qu'il découvrit et dont il donna la première description. Plus tard (1906), **Agar** montra, par l'étude de séries complètes d'embryons de *Protopterus* et de *Lepidosiren*, que cet organe sensoriel ne doit pas être rattaché à la ligne latérale, comme l'avait dit **Pinkus**, mais dérive d'une invagination ectoblastique de la fente spiraculaire. Il montra aussi, chez *Protopterus*, que de bonne heure toute trace de poche pharyngienne de l'évent a disparu, et que, à aucun moment, il n'y a chez cet animal trace de pseudobranchie. L'hémibranchie craniale de *Protopterus* est donc, à n'en pas douter, une hémibranchie respiratoire de l'arc hyoïdien. **Bridge** lui conserve cependant l'appellation, très inexacte, de pseudobranchie hyoïdienne mais la description qu'il en donne ne laisse pas de doutes sur sa valeur respiratoire.

LEPIDOSIREN PARADOXA

Nous n'avons pas fait de recherches personnelles sur *Lepidosiren*, mais nous pouvons dire, d'après ce qui est connu de l'appareil branchial de cet animal, qu'il est, comme *Protopterus*, dépourvu chez l'adulte de poche de l'évent et de pseudobranchie. Il possède lui aussi une hémibranchie hyoïdienne disposée en forme d'arc, recevant du sang veineux du tronc artériel et ayant par conséquent une valeur respiratoire. Les trois arcs qui la suivent portent des branchies complètes, et les plus caudaux sont réduits à leur tige squelettique.

CHAPITRE IV

LA PSEUDOBRANCHIE DES TÉLÉOSTÉENS

Constitution anatomique.

Chez la plupart des Téléostéens, on découvre facilement, en écartant l'opercule, un organe de petite taille en forme d'éventail situé en avant des branchies dans la partie la plus antérieure, la plus interne et la plus haute de la cavité sous-operculaire et qui répond à la pseudobranchie libre de **J. Müller**. Cet organe (Fig. XIV) est constitué par une série de plumules ou de feuillets semblables à ceux qui composent les hémibranchies des mêmes animaux, mais de teinte plus foncée et appliqués contre le fond de la cavité branchiale entre l'opercule et la base du crâne, en arrière du muscle palatin transversal. La coloration intense de la pseudobranchie est à noter; on remarque qu'elle persiste chez les animaux morts depuis quelque temps, alors que leurs lamelles branchiales sont déjà en grande partie décolorées. Ce fait est en rapport avec la vascularisation très riche de l'organe et le rôle de réservoir vasculaire que nous lui avons attribué en raison de ses connexions artérielles. La pseudobranchie des Téléostéens est orientée soit transversalement, soit obliquement en dehors et en arrière. Son extrémité interne est à une distance variable de la ligne médiane; son extrémité externe arrive à l'opercule sur lequel elle s'étend plus ou moins suivant les cas. Sa face antérieure est appliquée

contre la paroi; sa face postérieure est libre au contact de l'eau. Son bord supérieur répond aux pointes des plumules; son bord inférieur épais, en forme de bourrelet, est en rapport avec les vaisseaux. On distingue, en effet, à la base de la pseudobranchie deux troncs vasculaires : l'un, l'artère afférente, vient du côté latéral et donne une branche à chaque feuillet, l'autre, le vaisseau efférent, sort du côté médial après avoir reçu les rameaux des plumules.

Le nombre des plumules de la pseudobranchie est assez variable, mais n'est jamais très élevé en comparaison de celui des hémibran-

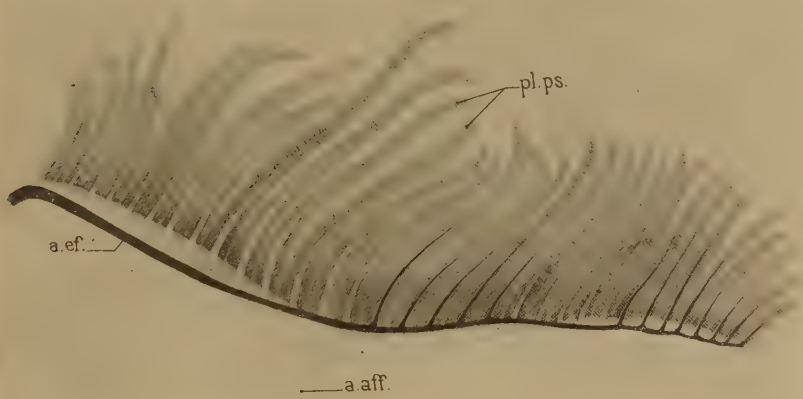

Fig. XIV. — Pseudobranchie droite de *Labrax lupus*, type de pseudobranchie libre.
pl. ps. plumules pseudobranchiales; *a. af.* artère afférente; *a. ef.* artère efférente.

chies vraies du même animal. Voici quelques chiffres recueillis dans diverses espèces : *Trachinus draco* L., 20; *Uranoscopus scaber* L., 16; *Gobius jozo* L., 10; *Mullus barbatus* W., 20; *Trigla aspera* Rondel., 39; *Cottus gobio* L., 6; *Scorpaena porcus* L., 30; *Perca fluviatilis* Bell., 33; *Labrax lupus* Cuv., 33; *Scomber scomber* L., 29; *Thynnus thynnus* L., 85; *Chrysophrys aurata* L., 29; *Pagrus orphus* Risso, 27; *Sargus vulgaris* Geoff. St-Hilaire, 12; *Pagellus erythrinus* L., 20; *Smaris vulgaris* Cuv. et Val., 35; *Crenilabrus melops* L., 19; *Mugil cephalus* Risso, 18; *Gasterosteus aculeatus* L., 5; *Syngnathus acus* L., 3; *Hippocampus guttulatus* Cuv., 3;

Phoxinus laevis Oger, 10; *Chondrostoma nasus* L., 7; *Alosa sardina* Cuv., 19; *Trutta fario* L., 14. Dans une hémibranchie vraie, le nombre moyen de plumules est très variable d'une espèce à l'autre, mais dépasse 150. Les plumules de la pseudobranchie sont aussi de dimensions moindres que celles des vraies branchies. Celles du centre sont plus longues que celles des deux extrémités, ce qui donne à l'organe sa disposition en éventail. Elles ont, comme celles des branchies, la forme d'un long triangle isocèle qui dans les branchies repose par sa base sur l'arc et fait librement saillie par sa pointe tandis que, dans la pseudobranchie, il est couché sur

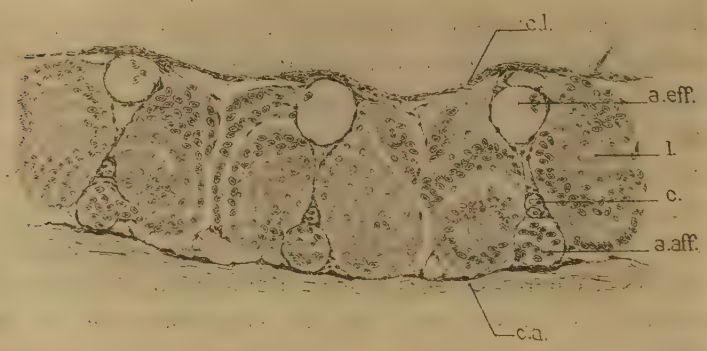

Fig. XV. — Pseudobranchie de *Phoxinus lævis*.
Coupe transversale de trois plumules.
a. aff. artère afférente; *a. eff.* artère efférente; *c.* cartilage; *l.* lamelles; *c. a.* côté adhérent; *c. l.* côté libre.

un de ses côtés par lequel il adhère, au moins jusqu'au voisinage de sa pointe, sur la paroi de la cavité branchiale. Chaque plumule comprend une lame de tissu conjonctif et les deux principaux vaisseaux qui sont du côté adhérent, l'artère afférente et du côté libre, le vaisseau efférent qui est aussi une artère. Cette disposition se voit très bien sur une coupe transversale. C'est ce qui est représenté dans la Figure XV empruntée à *Phoxinus lævis*.

Dans sa partie profonde, juste en arrière du vaisseau afférent, la lame de tissu conjonctif renferme une tige cartilagineuse plus ou moins développée qui la suit sur toute sa longueur. Tout à fait identique à celle que l'on trouve dans les plumules branchiales, cette baguette de soutien peut se couvrir dans certains cas d'une

mince couche d'os périostique (*Thynnus thynnus* L.). Les flancs droit et gauche de la plumule sont munis de fines lamelles en forme de demi-disques, très minces, tendus entre le vaisseau afférent et le vaisseau efférent, et dont l'attache sur la lame forme une ligne le plus souvent droite, tandis que le bord libre décrit à peu près un demi-cercle. Nous désignerons dans notre description ces lamelles sous le nom de barbes en raison de leur ressemblance avec les barbes d'une plume, réservant plus spécialement le terme de lamelle à la formation vasculaire si importante qu'elles renferment en leur centre. Ces barbes ne sont point implantées perpendiculairement sur la lame de soutien, mais elles sont au contraire obliques, de telle sorte qu'une coupe transversale en rencontre au moins trois, mais souvent davantage, leur nombre augmentant suivant l'obliquité de leur insertion. Dans certains cas même, les barbes ne sont pas planes, mais coudées de façon qu'elles s'imbriquent doublement les unes dans les autres, ce qui complique encore les figures données par les coupes.

Nous étudierons ultérieurement la structure histologique de ces barbes. Remarquons simplement, dès maintenant, qu'elles sont beaucoup plus épaisses que celles des vraies branchies du même animal, en raison, comme on le verra plus loin, de la présence entre l'épithélium de surface et le réseau vasculaire sanguin axial, de formations cellulaires annexes qui donnent à l'organe sa caractéristique spécifique et qui dérivent d'ailleurs de la lamelle vasculaire, comme nous l'avons indiqué le premier (1922).

Dans la grande majorité des Téléostéens et en particulier des Acanthoptérygiens, les plumules pseudobranchiales sont véritablement saillantes individuellement et séparées les unes des autres. On peut passer entre elles la pointe d'un fin pinceau. C'est là le type de la pseudobranchie libre de **J. Müller** (par exemple *Trachinus draco* L.). Dans d'autres cas (*Trutta fario* L.), bien que l'aspect extérieur reste le même, on s'aperçoit que le pinceau ne s'enfonce pas entre les plumules, mais glisse à leur surface sans les courber, sans les écarter et en tendant simplement une très fine membrane mince et transparente qui passe au-dessus d'elles à la manière d'un voile. Ce revêtement est si léger que l'on n'en soupçonnerait pas la présence sans cette manœuvre.

Cette forme conduit à la pseudobranchie couverte de **J. Müller** qui est entièrement placée sous la muqueuse de la cavité operculaire, muqueuse composée comme toujours d'un épithélium et d'un derme conjonctif plus ou moins épais. Cette pseudobranchie (Fig. XVI) n'a plus la forme en éventail des précédentes; elle est plus ramassée sur elle-même, plus conglobée en quelque sorte, avec des plumules moins nombreuses et moins fines, et elle offre tout à fait l'aspect glandulaire déjà signalé par **J. Müller**. Dans ce cas, lorsqu'on vient à écarter l'opercule, on aperçoit seulement le relief plus ou moins marqué de la muqueuse épaisse et nacrée qui recouvre la pseudo-

Fig. XVI. — Pseudobranchie droite de *Cyprinus carpio*, type de pseudobranchie couverte, avec sa moitié interne repliée.
a. aff. artère afférente; *a, eff.* artère efférente; *pl. ps.* plumule pseudobranchiale.

branchie mais sans pouvoir observer distinctement l'organe (*Gadus*, *Merlangus*). Parfois même, rien ne révèle extérieurement la présence de la pseudobranchie. C'est la disposition réalisée par exemple chez *Esox lucius* L. et chez *Cyprinus carpio* L.. Dans cette dernière espèce que nous avons tout particulièrement étudiée, il faut une dissection soignée pour arriver à trouver la pseudobranchie et à l'isoler : une simple incision de la muqueuse dans la portion antérieure de la cavité sous-operculaire ne suffit pas; il faut encore luxer la pièce squelettique située en arrière de l'orbite et sur laquelle s'insèrent les extrémités supérieures des arcs branchiaux; la pseudobranchie apparaît alors. On la reconnaît aisément à sa teinte foncée et à sa forme de petite lentille; on arrive à l'isoler très faci-

lement car elle est reliée seulement aux tissus voisins par des tractus conjonctifs lâches et par ses vaisseaux. On remarque que l'organe est plan sur sa face antérieure et convexe sur sa face postérieure; si on dissocie délicatement le tissu conjonctif qui lui reste adhérent, on se rend compte que, par son extrémité interne, il a subi un reploiement en arrière (Fig. XVI) et c'est cette plicature qui explique sa forme globuleuse. On peut arriver à le déployer et on constate alors qu'il est composé, tout comme une pseudobranchie libre, d'une série de plumules. Celles-ci, très serrées les unes à côté des autres, sont en rapport par leur base avec les vaisseaux afférent et efférent de la pseudobranchie qui ont la même disposition que dans la pseudobranchie libre. Mais ces plumules n'ont pas la forme pyramidale des précédentes; elles sont sur toute leur hauteur épaisses et tortueuses. Les barbes qu'elles portent sont longues, sinueuses et s'enchevêtrent d'une plumule à l'autre. La pseudobranchie ainsi constituée offre l'aspect d'un organe épais qui en impose pour une glande. Cet aspect justifie le qualificatif de glandulaire donné aux pseudobranchies couvertes par **J. Müller**, dès le début de ses recherches. Les barbes de ces pseudobranchies ont en réalité une structure identique à celle des pseudobranchies libres. Les unes et les autres possèdent une même valeur glandulaire qui leur vient de la présence, de part et d'autre du réseau capillaire, d'éléments cellulaires particuliers que nous décrirons plus loin sous le nom de *cellules pseudobranchiales* ou *acidophiles*.

***

DÉVELOPPEMENT DE LA PSEUDOBRANCHIE

Formation des lamelles pseudobranchiales.

Nous avons décrit en détail dans un précédent mémoire (1923 A) le développement de la pseudobranchie observé chez l'embryon de *Cyprinus carpio* L., depuis 3 millimètres jusqu'à 27 millimètres. Nous n'y reviendrons pas ici, nous nous contenterons de rappeler les traits les plus généraux de ce développement.

La pseudobranchie des Téléostéens est, comme on le sait depuis

les travaux de **Dohrn**, une pseudobranchie de l'évent. Mais comme l'évent est ici une formation très temporaire, consistant en un diverticule du pharynx très étroit, à peine pourvu d'une lumière, se dirigeant de la cavité pharyngienne vers l'extérieur, la pseudobranchie ne peut s'y développer convenablement et, comme le montrent les figures 3*a*, 3*b*, et surtout la figure 4 de **Dohrn** empruntées à l'embryon de la Truite, elle fait saillie dans la cavité pharyngienne, en avant de la grande fente hyo-branchiale qui est à ce moment déjà très développée. Comme d'autre part, des lames branchiales ne peuvent jamais se développer dans la cavité pharyngienne, et doivent forcément se placer soit sur les parois latérales des fentes ou des poches branchiales (Sélaciens), soit sur la face convexe des arcs (Téléostomes), la pseudobranchie des Téléostéens est contrainte de passer un peu en dehors du point qu'elle occupait primitivement et de se porter en dehors sur la face interne de l'opercule où elle s'étendra plus ou moins suivant les cas. Ce transfert de la pseudobranchie est facile à observer dans les embryons de *Cyprinus* où l'on voit les premières lamelles faisant saillie d'abord dans la cavité pharyngienne, puis dans la fente hyo-branchiale (Fig. XVII. A), très large de fort bonne heure, et enfin passant dans la cavité sous-operculaire, de sorte que, dans un embryon de 7 millimètres, toutes les lames pseudobranchiales sont situées en dehors de la cavité pharyngienne où elles ne pénètrent plus, même par leur extrémité la plus déliée, et sont au contraire exclusivement situées sur la face craniale de la cavité sous-operculaire, attachées à la face postérieure de l'hyo-mandibulaire et aux tissus voisins de l'opercule (Fig. XVII, B).

Nous reviendrons ultérieurement sur l'accroissement de cette première ébauche de la pseudobranchie. Pour le moment, nous rappelpellerons sa structure histologique et les premiers changements qu'elle subit après son apparition. Nous avons montré antérieurement que, chez un embryon de *Cyprinus carpio* de 6 millimètres, le premier bourgeon pseudobranchial est formé par une masse comprenant un axe mésenchymateux central revêtu d'un épithélium épais, ce qui est en rapport évidemment avec la nécessité de l'accroissement rapide dont le bourgeon va être l'objet. L'épithélium s'étirera très vite, sous l'action de cet accroissement et se transformera en

épithélium aplati. La masse centrale mésenchymateuse du bourgeon pseudobranchial se distingue par sa coloration prononcée, mais déjà on aperçoit dans le syncytium général quelques indices des différenciations profondes qui vont s'y produire. On peut apercevoir dans son épaisseur des lames distinctes sur une partie de leur étendue et parfois séparées par une fente étroite. Chacune d'elles renferme une rangée de noyaux ovales dont le grand axe est d'une manière générale perpendiculaire au plan de la lame elle-même et qui sont disposés régulièrement les uns au-dessus des autres. En raison de

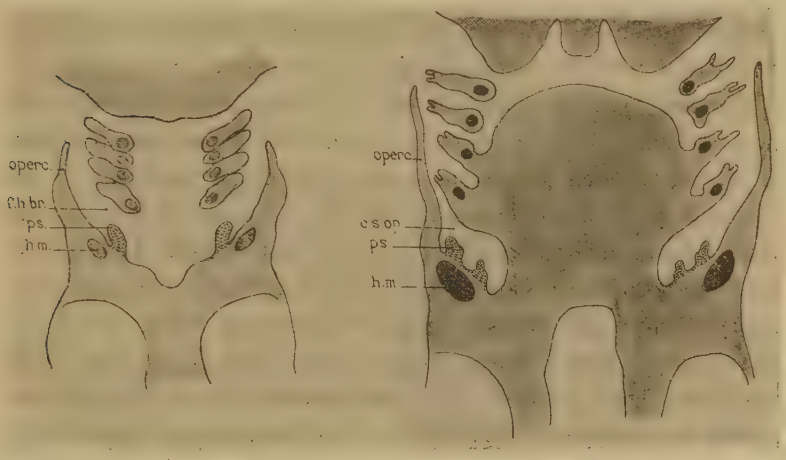

Fig. XVII. — A) Coupe frontale de *Cyprinus carpio* de 6 millimètres.
B) Coupe frontale de *Cyprinus carpio* de 7 millimètres.

ps. pseudobranchie; *h. m.* hyo-mandibulaire; *opero.* opercule; *cav. s. op.* cavité sous-operculaire; *f. h. br.* fente hyo-branchiale.

leur arrangement, nous avons donné à ces noyaux le nom de *noyaux palissadiques* (Fig. XVIII). Ce sont les futures lamelles vasculaires pseudobranchiales. Elles se différencient très rapidement au sein du syncytium et se présentent sur les coupes comme des formations rectangulaires à angles mousses, constituées par une masse de protoplasme homogène plus colorable que celui du reste du syncytium.

La structure de ces *lamelles initiales* nous a paru dès le début de la plus haute importance pour la caractérisation de l'organe. **Maurer**, dans ses premières recherches (1884) sur le développement de la pseudobranchie d'*Esox*, les avait entrevues, mais n'en avait pas donné une description complète et n'avait surtout pas suivi

leur destinée ultérieure. Or, ces lamelles initiales représentent le point de départ de la formation de tout ce qui entre dans la constitution des barbes pseudobranchiales adultes. Leur étude, en coupes sériées, permet de comprendre l'apparition successive non seulement des vaisseaux et de leur contenu, mais encore d'éléments accessoires qui prennent chez les Téléostéens une valeur particulière. Aussi, nous nous sommes efforcé de les suivre dans leur développement avec la plus grande attention. Dans les jeunes embryons, ces lamelles sont d'abord constituées uniquement par la

Fig. XVIII. — Lamelle pseudobranchiale initiale chez *Cyprinus carpio*.
ép. épithélium de surface; *l. l.* limite de la lamelle; *n. pal.* noyau palissadique; *n. pér.* noyau périphérique; *l. v.* lumière vasculaire; *é. l.* ébauche d'une autre lamelle.

lame de protoplasme et par les noyaux à disposition palissadique dont il a été parlé. Bientôt, leurs contours deviennent plus précis étant bien limités par une ligne nette qui les sépare du reste de l'organe (Fig. XVIII). On aperçoit, en même temps, sur leurs bords quelques noyaux arrondis ou légèrement irréguliers, mais en tous cas beaucoup moins allongés que les précédents et qui se placent pour ainsi dire en bordure de ces derniers.

Au début, les lamelles sont homogènes; elles ne renferment que les deux sortes de noyaux sus-indiqués : les noyaux en rangée palissadique qui occupent le centre, et les noyaux périphériques. Déjà cependant à ce moment, on voit apparaître (Fig. XVIII) aux

deux extrémités de la lamelle des cavités régulières à contours nets et qui ne sont autres que des lumières vasculaires parfaitement individualisées. Bientôt, on distingue, au milieu même de la rangée palissadique, des éléments particuliers qui se colorent d'une manière spéciale et qui s'intercalent régulièrement entre les noyaux palissadiques en prenant exactement leur direction. Ces éléments nouveaux sont des globules rouges, pourvus chacun d'un noyau et d'un corps protoplasmique chargé d'hémoglobine, reconnaissables par leur teinte rose après l'éosine.

Un peu plus tard chez un embryon de 9 millimètres, ce bourgeon primitif de la pseudobranchie s'est nettement découpé en parties distinctes : 1° la lame ou axe de la plumule dans laquelle on aperçoit aisément les deux vaisseaux afférent et efférent; 2° sur les côtés de cet axe, des bourgeons plus ou moins épais dans l'épaisseur desquels se distinguent deux ou plusieurs lamelles vasculaires se développant côte à côte et dont l'extrémité distale, libre sur une courte étendue, est recouverte par l'épithélium de la cavité branchiale qui dessine ainsi des sillons peu profonds entre l'extrémité libre de deux lamelles voisines (Fig. XIX). A ce stade, le développement des lamelles vasculaires est déjà parfaitement achevé, sauf pour ce qui concerne leur taille et chacune d'elles présente des cellules en forme de piliers réunissant ses deux faces latérales et constituant, avec celles-ci, les limites du réseau sanguin qui s'est creusé à leur intérieur. La formation des lumières vasculaires a découpé en effet, autour de chaque noyau en palissade comme centre, le protoplasme de la lamelle primitive qui forme ainsi comme des colonnes surbaissées perpendiculaires aux deux faces de la lamelle et qui constituent les *cellules en pilastres*. En même temps que cette différenciation s'accusait, la coloration du protoplasme qui forme le fonds de la lamelle, a légèrement changé; elle est devenue plus acidophile et par conséquent plus rose par l'éosine, à la périphérie de la lamelle tandis que le corps même des pilastres est moins fortement coloré.

Les noyaux périphériques plongés dans cette nappe acidophile, obéissant à l'accroissement général sont maintenant moins serrés qu'auparavant, et occupent exactement le côté externe de la lamelle (Fig. XX, A). Dans les phases ultérieures du développement, on remarque que cette nappe présente un épaississement croissant. Chez

un embryon de 20 millimètres, elle a approximativement une épaisseur de 7 μ, alors que chez un embryon de 12 millimètres elle ne dépassait guère 3 μ. On peut noter bientôt que son bord externe commence à dessiner des festons faisant des encoches plus ou moins marquées entre les noyaux, et que la nappe protoplasmique montre au niveau de ces encoches des bandes claires perpendiculaires à la surface de la lamelle vasculaire. Celles-ci apparaissent de part et d'autre d'un même noyau, de manière à isoler autour de ce dernier une quantité de cytoplasme qui devient son corps cellulaire. On assiste

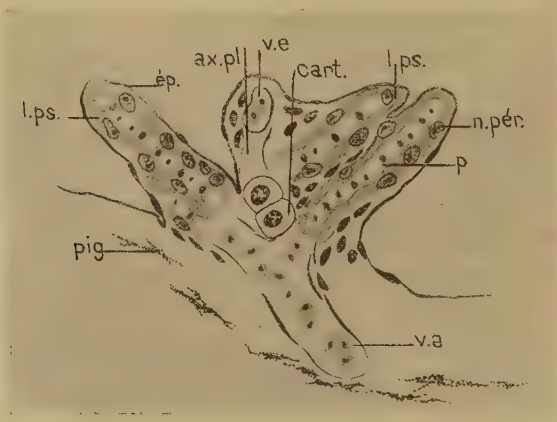

Fig. XIX. — Pseudobranchie de *Cyprinus carpio* de 9 millimètres.
ax. pl. axe de la plumule; *v. a.* vaisseau afférent; *v. e.* vaisseau efférent; *cart.* cartilage; *l. ps.* lamelle pseudobranchiale; *ép.* épithélium de surface; *p.* cellule en pilastre; *n. pér.* noyau périphérique; *pig.* cellule pigmentaire.

ainsi à la division de la nappe acidophile syncytiale en territoires cellulaires et à la formation si curieuse des *cellules pseudobranchiales* ou *acidophiles* (Fig. XX, B).

Il est important d'observer que tous les noyaux périphériques des lamelles vasculaires ne prennent pas part à la formation des cellules pseudobranchiales. Certains, de forme allongée, restent au niveau de la limite externe de la bande acidophile; cela se voit très bien chez un embryon de *Cyprinus carpio* de 12 millimètres (Fig. XX, A). Ultérieurement, ces noyaux allongés se séparent des cellules pseudobranchiales placées en dedans d'eux et dont le développement est alors achevé (Fig. XX, B). Ils restent unis entre eux par

une mince nappe protoplasmique et c'est ainsi que se forme la lame qui sépare chez *Cyprinus* les barbes pseudobranchiales les unes des autres et qu'on peut appeler la lame cellulaire externe. Un peu plus tard dans le développement, cette lame prend l'aspect conjonctif. Cette *lame cellulaire externe* est appliquée à la surface des cellules pseudobranchiales et ses noyaux, souvent de forme triangulaire, se

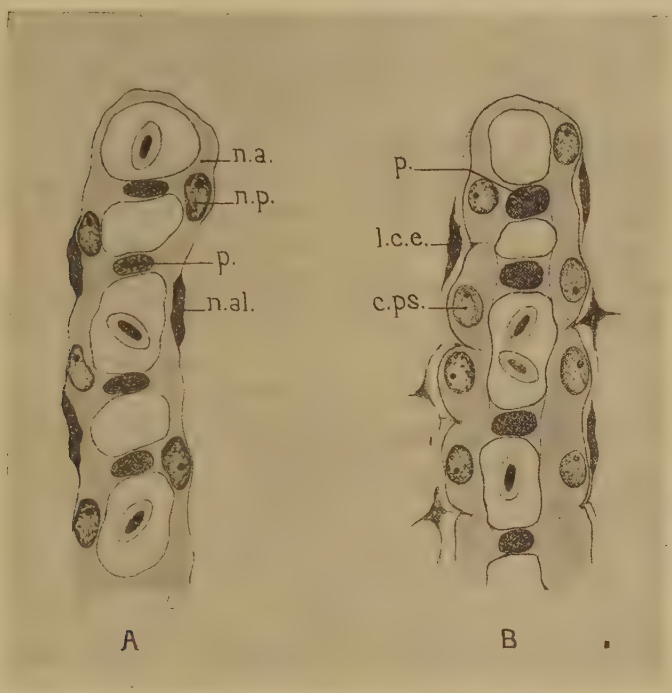

Fig. XX. — A) Lamelle pseudobranchiale de *Cyprinus carpio* de 12 millimètres.
n. a. nappe acidophile; *n. p.* noyau périphérique; *p.* noyau de cellule en pilastre; *n. al.* noyau allongé ébauche de la lame cellulaire externe.
B) Lamelle pseudobranchiale de *Cyprinus carpio* de 20 millimètres. Division de la nappe acidophile en territoires cellulaires.
c. ps. cellule pseudobranchiale; *p.* noyau de cellule en pilastre; *l. c. e.* lame cellulaire externe ou lame sous-épithéliale.

logent entre les extrémités de deux cellules voisines. On peut remarquer qu'elle a conservé des relations avec la lamelle vasculaire dont elle dérive. Elle s'insinue, en effet, entre les cellules pseudobranchiales et arrive ainsi à la lamelle vasculaire sur laquelle elle s'insère. Elle forme, de la sorte, tout autour de chaque cellule pseudobranchiale, une véritable enveloppe conjonctive qui donne

en coupe l'image d'un cadre entourant la cellule sur trois faces. Dans d'autres cas, chez *Trachinus* par exemple, cette lame cellulaire externe, tout en ayant les mêmes rapports avec les cellules pseudobranchiales, est placée immédiatement au-dessous de l'épithélium de surface et mérite bien plutôt le nom de lame sous-épithéliale. On comprendra mieux ce fait plus loin, quand nous parlerons des rapports variables de la pseudobranchie avec cet épithélium. Mais, dans ce cas aussi, la lame cellulaire externe ou lame sous-épithéliale montre avec la lamelle vasculaire des relations manifestes. On observe, en effet, dans les coupes, comme dans le cas précédent, des prolongements intercellulaires qui la relient au vaisseau.

Éclairés par l'étude de la pseudobranchie, nous avons pu retrouver dans les *lamelles branchiales* des mêmes embryons des dispositions primitives tout à fait concordantes avec celles-ci et nous rendre compte que la lamelle vasculaire des deux organes, branchie et pseudobranchie, se développe initialement de la même façon, engendrant à la fois des globules rouges et leur contenant, c'est-à-dire d'une part des cavités vasculaires cloisonnées par les cellules en pilastres formées autour des noyaux palissadiques, et d'autre part des éléments périphériques. Tout ceci se voit bien dans les figures données par **Moroff** dans son travail sur le développement des branchies des Poissons (1902), notamment dans ses figures 19 et 22. La présence de ces éléments périphériques au niveau des lames vasculaires initiales des vraies branchies nous paraît digne d'être retenue, car c'est eux, croyons-nous, qui constitueront plus tard la membrane sous-épithéliale.

On sait, en effet, qu'une lamelle de branchie adulte n'est pas constituée seulement par un épithélium plat recouvrant une lamelle vasculaire à pilastres, mais, qu'entre ces deux formations, il existe une mince nappe protoplasmique nucléée qu'**Oppel** désigne sous le nom de *membrane sous-épithéliale*; il la considère comme de nature conjonctive et note qu'elle n'est pas toujours facile à voir. Peut-être, d'ailleurs, n'est-elle pas constante. Il la représente très nettement (1905; fig. 8 et 9, p. 27) chez *Scorpoena porcus* L., et par contre indique qu'on ne peut pas sûrement la démontrer chez *Zeus faber* L. On la voit très bien chez *Cyprinus carpio* L. (Fig. XXI). Elle correspond à la formation décrite par **Marianne Plehn** (1901) sous

le nom de « membrane basale de cellules plates avec noyaux fusi-

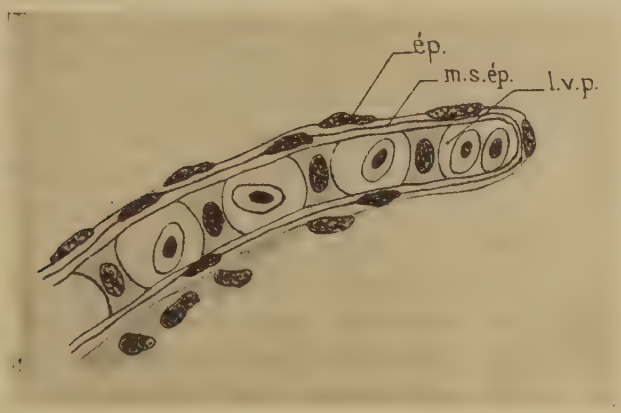

Fig. XXI. — Lamelle branchiale de *Cyprinus carpio* adulte (Reichert, oc. 4, obj. 1/12 imm., tir. 0).

ép. épithélium; *m. s. ép.* membrane sous-épithéliale; *l. v. p.* lamelle vasculaire à pilastres

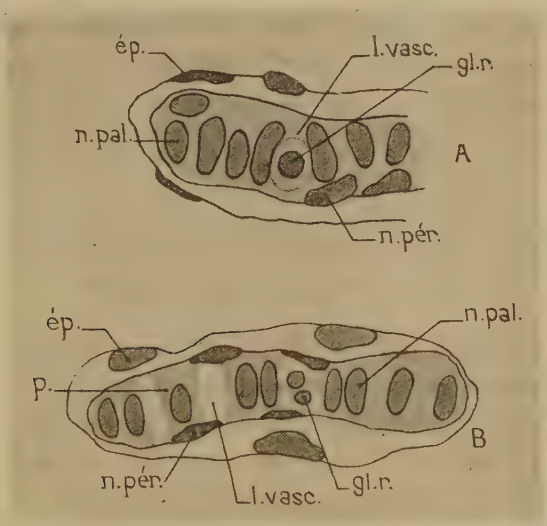

Fig. XXII. — Lamelles branchiales de *Cyprinus carpio* de 6 mill. Deux phases de leur formation, A et B (Reichert, oc. 4, ob. 1/12, tir. 0).

n. pal. noyau palissadique; *p.* cellule en pilastres; *n. pér.* noyaux périphériques; *gl. r.* globules rouges; *l. vasc.* lumière vasculaire; *ép.* épithélium de surface.

formes » et représentée par elle dans un schéma de la branchie reproduit par **Oppel** (fig. 7, p. 25). Pour **Marianne Plehn**, ce n'est pas

une formation conjonctive et il n'existe pas de tissu conjonctif dans les lamelles respiratoires. Mais, pour **Oppel** qui considère la membrane basale en général comme la couche limite la plus extérieure du tissu conjonctif contre l'épithélium, la membrane basale de **Plehn** doit se rattacher au tissu conjonctif. Je me rallie entièrement à l'opinion d'**Oppel**, en spécifiant toutefois que cette couche sous-épithéliale provient d'une ébauche conjonctive très particulière, la lamelle vasculaire à pilastres. Cette formation se fait par le processus suivant que l'on peut suivre dans des coupes d'embryons de *Cyprinus carpio* de 6 mill. ou même plus âgés. La Figure XXII A et B représente deux phases de ce développement; dans la Figure XXII A, on voit le syncytium initial avec les noyaux périphériques aussi volumineux que les noyaux palissadiques. Plus tard, quand les cellules en pilastres sont achevées, on constate que les noyaux périphériques sont beaucoup plus plats et plus allongés que précédemment et sont situés perpendiculairement à ceux des pilastres (Fig. XXII B). Ultérieurement, ces noyaux se séparent de la lame vasculaire avec la mince nappe protoplasmique qui les unit et ainsi se constitue, entre l'épithélium et le vaisseau, la membrane sous-épithéliale.

***

STRUCTURE HISTOLOGIQUE DES LAMELLES PSEUDOBRANCHIALES ACHEVÉES

Par la formation des cellules pseudobranchiales et de la lame cellulaire externe qui est en rapport plus ou moins immédiat avec l'épithélium de surface, les lamelles de la pseudobranchie ont atteint leur structure définitive, celle que l'on trouve chez l'adulte et que nous allons maintenant étudier (Fig. XXIII).

Il faut distinguer dans la lamelle pseudobranchiale achevée deux parties : 1° la lamelle vasculaire et les formations qui en dérivent, c'est-à-dire l'épithélium pseudobranchial et la lame cellulaire externe ou lame sous-épithéliale; 2° l'épithélium de surface.

1° LAMELLE VASCULAIRE ET SES DÉRIVÉS

A) *Lamelle vasculaire proprement dite ou réseau capillaire à pilastres.* — C'est une formation étendue comme une mince nappe dans le milieu même des barbes; elle est constituée, comme on l'a vu à propos du développement, par des vaisseaux sanguins présentant une disposition identique à celle décrite, en 1895, par **Biétrix** dans la branchie. C'est un réseau capillaire présentant exactement la forme de la lamelle dont il suit naturellement toutes les inflexions. Il peut

Fig. XXIII. — *Cyprinus carpio* adulte. Extrémités de deux lamelles pseudobranchiales (Reichert, oc. 4, compens. obj. 1/12 imm., tir. 0).

p. cellule en pilastre; *gl. r.* globules rouges; *l. v.* lumière vasculaire; *cel. ps.* cellule pseudobranchiale avec ses deux zones; *l. c. e.* lame cellulaire externe; *exp.* expansions de la lame cellulaire externe formant un cadre autour des cellules pseudobranchiales et dont on voit l'insertion sur la lamelle vasculaire.

être considéré comme une tranche vasculaire aplatie limitée par deux surfaces parallèles minces endothéliformes et transformée en un réseau par la présence à intervalles réguliers de piliers reliant ces deux surfaces. Ces piliers qui sont les cellules en pilastres constituent ainsi des îlots remplaçant les vides que l'on trouve ailleurs dans les réseaux capillaires ordinaires. La distribution régulière des piliers fait que cette lamelle vasculaire singulière constitue

en somme un réseau à mailles arrondies dont les vides infiniment peu développés sont représentés par les pilastres. Ce réseau a exactement la même constitution que celui des lamelles branchiales et, comme celui-ci, il présente ce trait commun avec les capillaires pulmonaires, d'être formé de mailles rondes laissant entre elles les intervalles les plus petits possibles, de manière à donner la plus grande place au sang sur un élément de surface de même dimension.

La constitution de cette lamelle vasculaire se comprend très aisément après les détails que nous avons donnés sur son développement. Il faut remarquer que, au cours de ce dernier, les dimensions des piliers, au lieu de rester ce qu'elles étaient, se réduisent un peu en hauteur, et des piliers qui mesuraient, chez des embryons de 9 millimètres, une hauteur de 10 μ n'offrent plus chez l'adulte que celle de 5 à 6 μ, alors que les mensurations pratiquées dans les mêmes conditions au niveau des branchies montrent des dimensions constantes 5-6 μ, sur des pièces fixées dans des conditions identiques. Aussi, voit-on fréquemment le diamètre de la lumière vasculaire dépasser en hauteur celui des piliers et sur les coupes des renflements successifs assez marqués s'étendant de part et d'autre de ceux-ci. La lumière vasculaire que nous avons vu se creuser au sein des ébauches des lamelles est limitée par un trait de plus en plus marqué à mesure que l'on arrive à l'adulte. Chez ce dernier, chacune des lignes qui limitent le plan vasculaire est très nette, particulièrement sur les préparations colorées par le picro-noir-naphtol, où elles présentent la coloration bleue bien connue des substances collagènes. La plupart du temps, cette limite vasculaire est absolument continue avec le corps des cellules acidophiles voisines dont elle se distingue seulement par sa coloration, mais parfois, après les inclusions à la paraffine, il arrive que l'épithélium acidophile se sépare de la lamelle vasculaire. Sur les coupes, les globules rouges se montrent toujours couchés suivant leur grand axe et présentant des obliquités variables; ils ne sont jamais perpendiculaires à la lamelle comme chez les embryons. Ceci est en rapport avec la taille des piliers et la largeur de la lumière vasculaire toujours inférieures au plus grand diamètre des globules rouges qui est en moyenne de 9 μ.

B) *Épithélium pseudobranchial.* — Les cellules pseudobranchiales ou acidophiles constituent sur chacune des faces de la lamelle vasculaire un revêtement d'aspect épithélial épais, puisqu'il est en moyenne trois fois plus large que le diamètre vasculaire lui-même. Cet épithélium est toujours unistratifié. Dans les nombreuses espèces de Téléostéens que nous avons eu l'occasion d'étudier, nous avons, en effet, toujours observé cette disposition en épithélium simple. Et ceci n'est pas pour nous surprendre, puisque nous savons comment se forme cet épithélium, comment il prend naissance aux dépens de la lamelle vasculaire et comment la nappe syncytiale formée tout d'abord se découpe ultérieurement en éléments cellulaires. Ce découpage dans certaines espèces ne se produit pas et l'assise pseudobranchiale reste alors chez l'adulte à l'état d'une nappe syncytiale continue. Nous avons observé cette disposition chez *Blennius pavo* Risso et chez *Mugil cephalus* Risso, au moins dans certaines lamelles. C'est là un fait exceptionnel et le plus souvent l'assise pseudobranchiale est faite de cellules bien nettes. Ces cellules avaient été signalées par **Maurer** dans son travail de 1884 sur la pseudobranchie d'*Esox*; mais **Maurer** s'étant adressé à des embryons trop âgés n'avait pas vu l'origine conjonctive de ces cellules et les avait assimilées tout simplement à des éléments épithéliaux de revêtement de la cavité branchiale de dimensions, il est vrai, plus considérables, en raison, disait-il, d'une modification de fonctions.

Lors de nos premiers travaux sur la pseudobranchie de *Cyprinus* en 1922, nous avons proposé de donner à ces cellules le nom de *cellules pseudobranchiales*, considérant qu'elles étaient tout à fait spéciales à cet organe et « qu'elles n'existaient pas et qu'elles n'avaient pas d'équivalent dans la branchie ». Bien que des recherches ultérieures, dont nous parlerons plus loin, nous aient montré que cette formule est trop absolue, nous conserverons toutefois cette appellation car c'est bien là chez les Téléostéens un élément caractéristique de la pseudobranchie. Nous avons qualifié aussi, dès nos premières publications, ces éléments de cellules *acidophiles* en raison de l'affinité très marquée de leur protoplasme pour les colorants acides. Ce caractère, nous l'avions déjà noté dans les embryons les plus jeunes de nos séries de *Cyprinus carpio* L., au niveau de la bande protoplasmique syncytiale dérivée de la lame

vasculaire. Il a, du reste, certainement frappé aussi **Vialli**, puisque, dans ses publications diverses sur les pseudobranchies, cet auteur a accepté notre terminologie et donne, comme nous, aux cellules pseudobranchiales, le qualificatif d'acidophiles.

Cellules pseudobranchiales ou *acidophiles*, tel est le nom que nous continuerons donc à adopter dans notre description. Ce sont des éléments assez fragiles; les dissociations d'un fragment d'organe en liquide de Ringer ou en sérum artificiel à 9 p. 1000 ou même en sérum de l'animal, sont délicates à opérer, car les cellules éclatent facilement. Lorsqu'on essaie de les séparer, elles se détachent assez aisément les unes des autres, mais par contre adhèrent beaucoup plus intimement à la lamelle vasculaire. Une fixation parfaite de pareils éléments est difficile et il arrive souvent que l'on observe un fort degré de rétraction ou au contraire de gonflement des cellules. C'est dire que les mensurations, pour donner des renseignements exacts, doivent être faites de façon répétée et exprimées en moyennes. Chez *Cyprinus*, où les cellules se présentent sous une forme assez régulièrement rectangulaire à grand diamètre parallèle à la lamelle capillaire, nous avons noté sur pièces fixées des dimensions moyennes de 16 à 30 μ pour un côté et de 13 à 26 pour l'autre. On voit, d'après ces chiffres, les grandes dimensions de ces cellules et aussi les variations considérables de volume qu'elles peuvent présenter. Ces variations sont sans doute en rapport avec l'état fonctionnel de l'élément. Chez *Esox*, la cellule pseudobranchiale a aussi de très belles dimensions, mais le plus souvent à grand diamètre perpendiculaire au contraire à la lamelle capillaire. Ces deux espèces nous ont paru de beaucoup les plus favorables à l'étude de ces cellules. Dans beaucoup d'autres cas, en effet, tant dans des espèces d'eau douce que chez des Poissons de mer, la cellule pseudobranchiale a des dimensions plus modestes. Il faut ajouter aussi que la forme et les dimensions des cellules varient suivant leur situation sur un pli ou sur une partie plane de la lamelle. On voit fréquemment sur le bord d'une lamelle pseudobranchiale une cellule disposée à cheval sur les deux faces et présenter par suite une forme et des dimensions spéciales.

Pour bien se rendre compte de la forme des cellules et bien comprendre les rapports qu'elles ont d'une part entre elles, d'autre

part avec la lamelle vasculaire, il est indispensable de les étudier de face et de profil. Vues de face, elles présentent un contour polygonal régulier à 5 ou 6 pans; elles sont souvent séparées les unes des autres par des intervalles à bords parallèles qui les entourent. De profil, leur partie périphérique est saillante et très souvent bombée, de telle sorte que l'interstice que nous venons de décrire autour d'elles, n'est autre chose que la coupe optique du sillon dessiné à la base de leur voussure. Le contour de ces cellules est très net, surtout dans leur partie périphérique claire. Les cellules sont en outre entourées à ce niveau par une lame mince, portion de la lame cellulaire externe ou sous-épithéliale. Cette dernière, en effet, s'étend régulièrement à la surface externe de l'épithélium pseudobranchial, mais, comme on l'a vu plus haut à propos du développement, elle émet aussi en dedans par sa face profonde des expansions qui, en se glissant entre les cellules pseudobranchiales, vont s'insérer sur la lamelle vasculaire. Aussi, dans le décollement de cette lamelle, il reste çà et là des tractus conjonctifs unissant celle-ci aux cellules acidophiles écartées. En somme, les cellules pseudobranchiales qui sont largement implantées sur la paroi vasculaire sont plongées sur leurs autres côtés dans une enveloppe conjonctive qui donne en coupe l'apparence d'un cadre et dans lequel elles peuvent se rétracter sous l'influence des réactifs. De là leur limite en dôme du côté de la périphérie, de là les interstices que nous avons signalés autour d'elles lorsqu'on les examine de face. De là, enfin, les tractus multiples qui, même après l'écartement de la couche acidophile, rattachent toujours la lamelle vasculaire aux parties adjacentes. En un mot, les cellules pseudobranchiales sont des cellules ayant revêtu la forme régulière des épithéliums, mais qui sont entourées de toute part par les formations conjonctives dérivées comme elles-mêmes du syncytium mésenchymateux au sein duquel elles ont pris naissance.

Lorsqu'on examine une coupe après l'action d'un fixateur courant (Bouin, Zenker, par exemple), on est frappé tout d'abord par un fait, c'est que la cellule pseudobranchiale montre distinctement deux zones très différentes l'une de l'autre (Fig. XXIII) : l'une interne juxtavasculaire très acidophile, très colorée, l'autre périphérique beaucoup plus claire. Cet aspect provient de la présence de granu-

lations très oxyphiles (Fig. XXIV). très serrées dans la portion juxta-vasculaire, plus espacées au contraire dans la zone claire. Dans cette dernière ou à la limite des deux zones, se trouve le noyau de la cellule, qui par sa faible colorabilité contribue lui aussi à donner cet aspect; ce noyau a des caractères très précis et très constants; il est régulièrement rond, vésiculeux, clair et donc très riche en suc nucléaire. Il renferme très peu de chromatine; on en voit

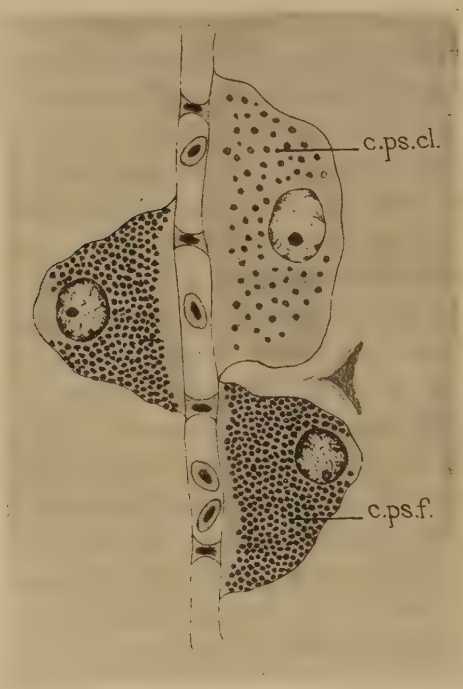

Fig. XXIV. — Cellules pseudobranchiales d'*Esox lucius*. Bouin, éosine bleu de méthylène (Reichert, oc. 4, obj. 1/12 imm., tir. 120).

c. ps. f. cellule pseudobranchiale foncée bourrée de granulations; *c. ps. cl.* cellule claire à granulations éparses.

seulement quelques blocs appliqués contre la membrane qu'ils encroûtent plus ou moins. A son intérieur, en un point généralement excentrique, il existe un nucléole très facile à observer, rond et se colorant vivement par les couleurs acides, c'est donc un nucléole vrai. Il est entouré de quelques rares grains chromatiques. La zone protoplasmique qui siège immédiatement autour du

noyau est claire et dépourvue de toute granulation surtout du côté externe. Dans les points de la coupe où les cellules pseudobranchiales se présentent de profil, le noyau se voit donc dans la portion périphérique de la cellule. Dans les points de la coupe où l'on voit les cellules de face, le noyau entouré de sa zone claire se montre au centre de l'élément. Tel est l'aspect d'ensemble que présentent les cellules pseudobranchiales.

La présence de granulations oxyphiles intracytoplasmiques nous a paru être un fait d'importance extrême : aussi, nous nous sommes efforcé de pousser le plus loin possible leur étude cytologique et notamment leur étude histo-chimique. Pour essayer de rechercher leur élaboration au sein du protoplasme de la cellule, nous avons employé les méthodes mitochondriales. Nous exposerons successivement la question des granulations spécifiques et du chondriome, puis nous donnerons nos recherches tentées pour la détection de l'appareil de Golgi de la cellule pseudobranchiale.

Granulations spécifiques. — Disons tout d'abord que ces granulations se voient très bien sur le frais. Lorsqu'on dissocie des lamelles pseudobranchiales avec de fines aiguilles en liquide de Ringer, on constate que les cellules sont remplies de granulations montrant une réfringence suffisante pour être faciles à distinguer. Ces granulations laissent en clair dans un point de la cellule, la place du noyau. Elles se voient avec le maximum de précision dans la portion de la cellule où elles sont le moins serrées, c'est-à-dire dans la portion périnucléaire. On peut constater alors que les granulations sont séparées les unes des autres par un protoplasme homogène d'aspect moins réfringent. Si pour une raison quelconque, mécanique par exemple, la cellule vient à se crever et déverse son contenu dans le liquide de dissociation, on retrouve tout autour des granulations éparses qui du reste au bout d'un instant ne tardent pas à se fondre dans la masse liquide.

La méthode des colorants vitaux nous a paru intéressante à appliquer. Nous avons eu recours aux méthodes vitales proprement dites et aussi aux méthodes post-vitales. Pour les premières, nous avons employé le rouge neutre en solution à 1 p. 500 en liquide de Ringer injecté à dose croissante pendant plusieurs jours consé-

cutifs dans la masse musculaire dorsale de *Cyprinus carpio*. Le résultat a été nettement négatif dans plusieurs essais effectués avec des doses et des temps variables. Même résultat avec les colorations post-vitales : le rouge neutre en solution très diluée ne colore pas les granulations de la cellule pseudobranchiale. On observe, il est vrai, dans les préparations de nombreuses cellules remplies de granulations vivement colorées par le rouge neutre; ces cellules pourraient être prises pour des cellules pseudobranchiales si un examen attentif ne permettait de reconnaître le revêtement formé par ces dernières à la lamelle vasculaire. Il s'agit, en réalité, de cellules conjonctives situées dans les tractus qui entourent la pseudobranchie. Elles se projettent parfois au bord d'une lamelle vasculaire et la confusion est alors encore plus facile. Il faut tenir compte de cette cause d'erreurs et, si la dissociation a été faite soigneusement et en supprimant le plus possible le tissu conjonctif voisin, on constate que les granulations des cellules pseudobranchiales ne sont nullement colorées par le rouge neutre.

Après fixation, la plupart des méthodes de coloration permettent de voir et d'étudier les granulations de la cellule pseudobranchiale. Elles résistent, en effet, à l'action de la plupart des fixateurs; on les voit très bien, après l'emploi du formol, formol salé, liquide de Bouin, de Hollande, de Zenker, de Ciaccio. Les liquides servant à l'inclusion à la paraffine, tels que alcools, xylol, chloroforme ne les altèrent nullement. Nous avons noté leur résistance remarquable à l'action de l'acide chlorhydrique à 1 p. 100. Après l'action des vapeurs d'acide osmique et coupe par congélation, les cellules acidophiles apparaissent comme des éléments de structure plus homogène; leur cytoplasme se montre uniformément coloré en bistre et ne laisse voir aucune granulation. Celles-ci résistent donc mal à l'acide osmique et, du reste, le mélange de Flemming donne des granulations une fixation beaucoup moins bonne que les autres fixateurs. Lorsqu'on utilise un des liquides fixateurs plus haut mentionnés, le liquide de Bouin par exemple, il est intéressant de s'adresser spécialement à certaines colorations. Nous recommandons pour la mise en évidence nette de ces granulations la coloration à l'éosine-bleu de méthylène ou encore la fuchsine acide-vert de méthyle. L'affinité de ces granulations pour les colorations acides

est manifeste, mais il faut dire qu'elles sont tout particulièrement éosinophiles et fuchsinophiles. Dans de telles préparations, dans les belles cellules pseudobranchiales de *Cyprinus* ou d'*Esox*, on voit qu'elles sont de dimensions très diverses, quelques-unes très fines, d'autres au contraire de grande taille; leur forme est aussi très variable, la plupart sont régulièrement rondes, mais on en voit aussi qui sont légèrement étirées ou même allongées en forme de bâtonnets. Quelle que soit leur taille ou leur forme, elles sont réparties sans ordre dans la cellule, serrées les unes à côté des autres dans la portion qui avoisine le vaisseau et de plus en plus espacées vers la région du noyau.

Ces granulations ne donnent pas le phénomène de la métachromasie après l'action du bleu polychrome ou du bleu de toluidine. Elles se montrent argentophiles, comme l'a indiqué **Vialli**, après diverses techniques à l'argent.

Les réactions histochimiques auxquelles nous nous sommes adressé pour essayer de définir la nature de ces granulations sont multiples. Après fixation au formol, coupe par congélation et action prolongée de l'acide osmique à 1 p. 100, les granulations mal conservées se montrent légèrement brunies, comme d'ailleurs le reste du cytoplasme. L'action ultérieure de l'alcool ne modifie pas ce caractère. La fixation au liquide de Ciaccio, suivie de la coloration au Soudan III, permet de bien voir les granulations qui sont parfaitement individualisées, mais qui sont à peine teintées par le colorant. Nous pouvons dire, par suite, que ces granulations ne sont de nature ni graisseuse ni lipoïdale. Les réactions histo-chimiques du fer par la technique de Mac Callum, celle du glycogène par l'iode, celle du phosphore par la méthode de Mac Callum se sont montrées négatives. Les réactions histo-chimiques des substances albuminoïdes par le réactif de Millon ou par la technique au tannin (**Derrien et Turchini**, 1924), ont été négatives aussi. Par contre, comme nous l'avons relaté antérieurement (1923, B), la réaction des oxydases par la méthode de Schultze au naphtol a et au diméthylparaphénylénediamine a été positive; les granulations se sont montrées fortement colorées en bleu. Mais la méthode à la benzidine et eau oxygénée pour la recherche des peroxydases, bien que nous ayons contrôlé nos réactifs par la réaction classique

des cellules de la branchie de la Moule (**M. Prenant**, 1924), a été nettement négative.

Le résultat de ces nombreuses réactions chimiques n'éclaire guère le problème de la nature des granulations. La réaction des oxydases qui seule est positive ne nous permet pas, croyons-nous, de tirer la moindre conclusion.

Ajoutons aussi que nous avons essayé l'emploi de la lumière de Wood qui est, comme on le sait, un procédé d'analyse souvent précieux. Nous avons éclairé des pseudobranchies de différents Poissons ou des préparations d'organes frais, mais, en aucun cas, nous n'avons observé de fluorescences spéciales.

De toutes ces observations, il résulte que c'est le caractère acidophile et particulièrement éosinophile de ces granulations qui doit avant tout être retenu. Aussi, l'identité de coloration de ces granulations avec le cytoplasme des érythrocytes de la lamelle vasculaire voisine nous a poussé à rechercher s'il n'y aurait pas à leur niveau la présence d'un composé hémoglobique. Nous avions même, dans un premier travail, émis l'hypothèse que les cellules pseudobranchiales servaient peut-être à accumuler l'hémoglobine pour la distribuer ensuite au fur et à mesure des besoins. Bien que la réaction histo-chimique du fer se soit toujours montrée négative, malgré les nombreux essais que nous en avons fait, on pouvait supposer qu'il s'agissait d'un composé organique où le fer était très difficilement libérable. Sur le conseil de M. le Pr **Derrien**, nous avons essayé de caractériser ces granulations au microspectroscope et de voir si elles donnaient le spectre de l'hémoglobine. Mais, pour éviter toute erreur, il fallait commencer par éliminer l'hémoglobine des érythrocytes. Or, le lavage complet de l'organe par le système vasculaire est très difficile à réaliser en raison des sinuosités des lamelles et de leur fragilité. D'autre part, l'hémolyse essayée avec des dilutions de plus en plus faibles de sérum artificiel atteint tout d'abord les granulations de la cellule pseudobranchiale avant d'atteindre les globules rouges beaucoup plus protégés au sein de la lamelle vasculaire. Nous nous sommes adressé alors à l'action de substances antérieurement étudiées par M. le Pr **Hédon** et douées de propriétés hémolysantes spécifiques vis-à-vis des globules rouges; ce sont des glycosides

globulicides, tels que la solanine, la saponine que l'on emploie en dilutions très étendues en sérum artificiel. Après dissociation d'un fragment d'organe et lavage soigné en sérum isotonique, nous avons fait agir des solutions de plus en plus faibles de solanine, en commençant par une dilution de 0,001 p. 100. Mais, comme dans l'expérience précédente, l'hémolyse des granulations a toujours précédé celle des globules rouges, en raison peut-être de l'action protectrice du sérum de l'animal vis-à-vis des globules rouges, comme cela a été observé dans certaines expériences de **Hédon**. Nous avons cependant pu réaliser un examen au microspectroscope après de simples dissociations. Il est possible, en effet, avec certaines précautions, d'arriver à séparer complètement quelques cellules pseudobranchiales de leur lame vasculaire et ainsi de les isoler du sang. Dans ces conditions, on peut faire un examen au microspectroscope en ayant soin de bien limiter le faisceau lumineux, grâce au diaphragme dont est muni l'appareil. Nous n'avons pas obtenu, dans un tel examen, le spectre de l'hémoglobine au niveau des granulations étudiées. Sans donc préciser davantage la nature hémoglobique possible de ces granulations, nous les considérerons avant tout comme des granulations éosinophiles; nous croyons qu'on peut dire que c'est là un exemple de la substance éosinophile étudiée et définie par **M. Prenant**. Elles en ont les caractères de résistance, les diversités de forme et de dimensions.

Chondriome. — L'emploi des méthodes mitochondriales nous a permis d'étudier le chondriome des cellules pseudobranchiales (Fig. XXV). Certains éléments en paraissent dépourvus, mais la plupart des cellules montrent de fins chondriocontes légèrement flexueux, parfois des chondriomites et enfin, par ci, par là quelques mitochondries granuleuses éparses. Ces divers éléments du chondriome, parmi lesquels les chondriocontes dominent, sont surtout abondants dans la portion externe de la cellule; ils ne sont cependant pas groupés spécialement dans la zone immédiatement périnucléaire. Cela se voit très bien dans les images de profil. Dans les cellules vues de face, par contre, il semble que les chondriosomes occupent toute l'étendue du cytoplasme comme nous l'avons précédemment indiqué. On peut voir dans certaines cellules, à côté des mitochon-

dries à contour net et bien défini, des grains bien plus volumineux, fortement colorés par l'hématoxyline au fer dans la méthode de Regaud. Mais, on n'observe pas d'éléments de transition entre les fines mitochondries et ces grains. Aussi, nous confirmons à ce sujet notre première manière de voir qu'il n'y a pas de relation entre les éléments du chondriome et l'élaboration des granulations plus haut décrites.

Les images obtenues par les méthodes mitochondriales, lorsque

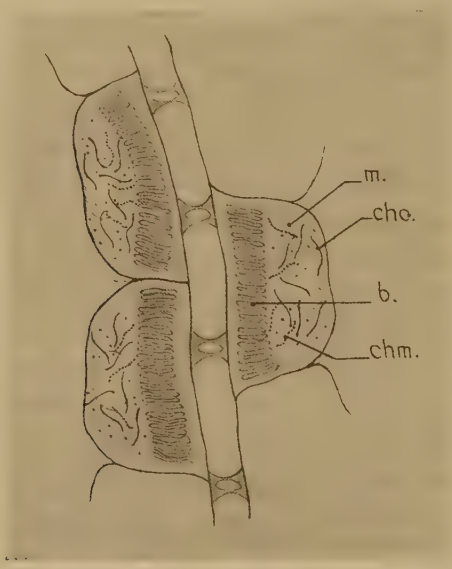

Fig. XXV. — Chondriome de la cellule pseudobranchiale de *Cyprinus carpio* (Reichert, oc. 4, obj. 1/12 imm., tir. 70).
m. mitochondries; *chc.* chondriocontes; *chm.* chondriomites; *b.* bâtonnets.

la différenciation a été bien effectuée, montrent dans la portion de la cellule qui avoisine le vaisseau, des sortes de bâtonnets serrés les uns à côté des autres. Ces bâtonnets ont les mêmes caractères de colorabilité que les chondriosomes; ils sont tous de la même taille et ont des dimensions qui sont aux environs de 4 à 5 μ. La Figure XXV montre dans des cellules vues de profil, qui sont à ce point de vue les seules démonstratives, la disposition de ces bâtonnets. Ils sont placés bien parallèlement les uns aux autres et perpendiculairement au vaisseau de la lamelle dont ils sont séparés

par une bande claire. On voit qu'ils sont relativement très épais, si on les compare aux vrais chondriocontes et légèrement amincis à leur partie moyenne. Ces bâtonnets sont certainement de nature mitochondriale, puisqu'ils ne se conservent dans les cellules que par les méthodes de fixation du chondriome et que nous ne les avons jamais vus après d'autres techniques. On pourrait peut-être, en raison de leurs caractères, les comparer aux bâtonnets de Heidenhain de la cellule du tube contourné du rein.

Ces bâtonnets de substance mitochondriale peuvent être mis en évidence par les diverses techniques mitochondriales connues. Nous les avons observés avec une grande netteté par la technique de Regaud où ils se montrent colorés en noir par l'hématoxyline ferrique, et par la technique de Benda où ils apparaissent vivement colorés par le cristal-violet. La méthode de coloration d'Altmaun-Kull donne de belles préparations où on les voit colorés en rouge par la fuchsine acide anilinée d'Altmann, le fond de la coupe étant teinté en jaune verdâtre par l'aurantia, et la chromatine en bleu par le bleu de toluidine. Nous avons employé cette technique soit après la fixation de Regaud, soit après la fixation de Smith-Diétrich au Zenker-formol, telle que l'indique **M. Parat** (1926). Dans tous ces divers cas, quelle que soit la coloration employée, les bâtonnets se colorent comme les mitochondries, les chondriocontes et les chondriomites de la portion externe de la cellule.

Nous avons essayé de retrouver sur le frais ces diverses formations mitochondriales, mais l'abondance des grains que renferment les cellules, empêche de voir le chondriome dans ces conditions. Pour les mêmes raisons, la coloration vitale du chondriome par le vert Janus ne nous a donné que des résultats incertains.

Appareil de Golgi. — Pour compléter cette étude cytologique, nous avons recherché l'appareil de Golgi de la cellule pseudobranchiale. Nous avons multiplié les essais par des méthodes diverses que nous avons même plusieurs fois contrôlées par la même recherche au niveau d'autres cellules, les cellules de l'épithélium intestinal, par exemple. Alors que l'image obtenue au niveau de l'intestin, donnait la figure classique d'un appareil canaliculaire, nous n'avons

noté rien de pareil au niveau de la cellule pseudobranchiale; dans celle-ci, aussi bien par la méthode d'imprégnation osmique (méthode de Kolatcheff-Nassonoff modifiée par Parat) que par l'imprégnation argentique (technique au formol-urane de Cajal), nous n'avons jamais mis en évidence l'appareil de Golgi sous forme de réseau, mais nous avons obtenu l'image de tractus courts, renflés, irrégulièrement sphériques, souvent moniliformes, disposés tout autour du noyau et immédiatement contre lui. Par ces techniques, ces tractus se montrent généralement séparés les uns des autres, ou au contraire, mais très rarement, unis par des filaments beaucoup

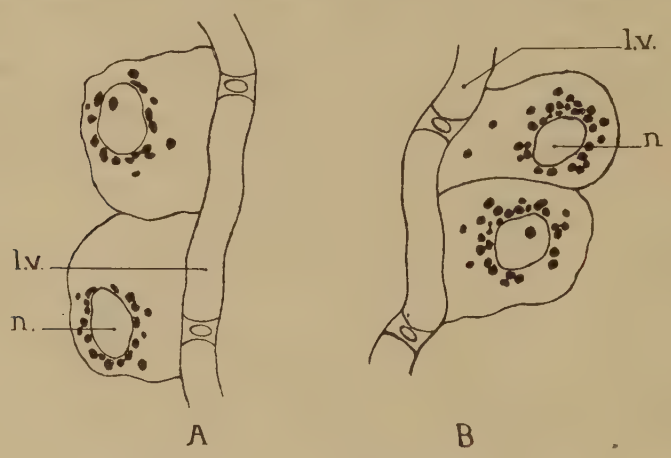

Fig. XXVI. — Appareil de Golgi de la cellule pseudobranchiale de *Cyprinus carpio* (Reichert, oc. 4, obj. 1/12 imm., tir. 70).

A. Technique d'imprégnation argentique au formol-urane de Cajal. — B. Technique d'imprégnation osmique de Kolatcheff-Nassonoff-Parat.
l. v. lamelle vasculaire à pilastres; *n*, noyau de la cellule pseudobranchiale.

plus fins. La Figure XXVI montre l'aspect de la cellule pseudobranchiale après les imprégnations. Par la technique à l'acide osmique, ces corps paraissent plus nombreux et plus volumineux que par la technique d'imprégnation argentique au formol-urane où seule la zone strictement périnucléaire est atteinte par l'action de l'imprégnation dessinant une couronne discontinue autour du noyau. Nous avons contrôlé les résultats de l'imprégnation par les colorations post-vitales au rouge neutre. Ces dernières permettent de mettre en évidence dans le protoplasme périnucléaire des vacuoles rouges de dimensions diverses, de forme assez régulière, disposées en couronne

autour du noyau. L'image ainsi obtenue se superpose par conséquent à celle que donnent les imprégnations. Nous avons essayé de voir s'il y avait une relation entre ces formations vacuolaires et l'élaboration des granulations cellulaires. Ni les techniques d'imprégnation, ni les colorations post-vitales ne nous ont permis de préciser ce point.

Les cellules pseudobranchiales dont nous venons d'étudier la structure histologique ne se présentent pas partout dans les divers points d'une coupe totale avec le même aspect. Elles ne sont pas, en effet, également riches en granulations, ce qui permet de supposer qu'il existe des phases d'activité variables et par conséquent un cycle fonctionnel de l'élément (Fig. XXIV).

Les unes, en effet, et ce sont les plus nombreuses, sont très riches en granulations. Leur corps cytoplasmique en montre une grande accumulation surtout dans la zone interne qui est séparée cependant de la lamelle vasculaire par une bande incolore, et dans ces conditions, la cellule se teinte fortement après l'action des colorants acides. D'autres cellules, au contraire, apparaissent comme des éléments beaucoup plus clairs. Les granulations, au lieu d'être serrées les unes contre les autres, sont alors espacées et séparées par un protoplasme incolore même dans la zone interne. De telles cellules prennent, par suite, après les colorations, une teinte beaucoup moins vive que les autres. La proportion de ces deux sortes d'éléments, foncés et clairs, est très variable, mais, chez *Cyprinus* et chez *Esox*, les premières sont de beaucoup les plus nombreuses. On trouve, du reste, des formes de transition où la quantité de granulations occupant le cytoplasme se montre très variable. On ne peut s'empêcher de supposer que les deux aspects extrêmes de la cellule, aspect clair des cellules pauvres en granulations et aspect foncé des cellules bourrées de granulations, doivent correspondre à des états fonctionnels différents et sans doute aux phases extrêmes de ces états fonctionnels. Il faut noter que le noyau ne présente pas, dans ces deux cas, de différences de structure, comme cela se voit généralement dans les cellules glandulaires au cours des différents états fonctionnels.

Signalons aussi l'existence de cellules pseudobranchiales à pro-

toplasme chromophile homogène dépourvu de granulations et à noyau coloré massivement, souvent pycnotique, quelquefois même fragmenté. On en remarque parfois une grande quantité. Il s'agit là sans doute de phénomènes de dégénérescence cellulaire (Fig. XXVII).

L'observation des deux catégories de cellules, claires et foncées, a conduit **Vialli** à rechercher par la méthode expérimentale les modifications que pouvait apporter à la cellule pseudobran-

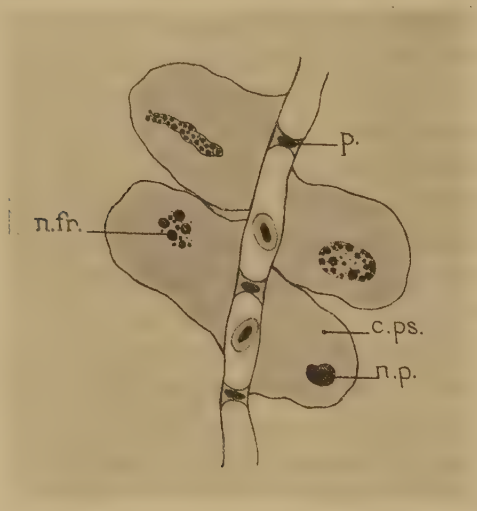

Fig. XXVII. — Cellules pseudobranchiales de *Trutta fario* en dégénérescence (Reichert, oc. 4, obj. 1/12 imm., tir. 0).

p. cellule en pilastre; *c. ps.* cellule pseudobranchiale à protoplasme homogène; *n. p.* noyau pycnotique; *n. fr.* noyau fragmenté.

chiale et à son contenu granuleux l'introduction dans l'organisme de l'animal de substances susceptibles de modifier l'état des sécrétions telles que la pilocarpine ou l'atropine. Voici ses résultats tels qu'il les donne (1926, A) : « Chez les individus pilocarpinisés dont la pseudobranchie normale était claire, l'injection provoque un aspect plus foncé de la glande; chez les individus, au contraire, où le fragment normal était déjà foncé, il devient plus clair après l'intervention. L'atropine provoque un éclaircissement du fragment s'il était initialement foncé. Il est logique de penser que la différence de couleur entre les fragments dépend d'une différence

dans le contenu de sécrétion des pseudobranchies. Le fait que la pilocarpine peut montrer un double effet, est d'interprétation facile si l'on se rappelle qu'elle provoque bien une hypersécrétion glandulaire, mais que cette hypersécrétion est suivie d'une fatigue cellulaire qui a pour résultat de faire paraître la cellule glandulaire dépourvue de sécrétion. Lorsque, dans la pseudobranchie pilocarpinisée, on note un aspect foncé, c'est que l'excitation a agi sur des cellules dépourvues de sécrétion et qu'elle a eu pour effet une augmentation du sécrétat. Au contraire, lorsque les cellules étaient déjà pleines, la pilocarpine a provoqué l'expulsion du sécrétat intracellulaire et l'on a eu pour effet l'absence de ce dernier. Les résultats obtenus avec les injections d'atropine s'accordent avec cette explication puisque comme substance inhibitrice de la sécrétion, elle produit un éclaircissement de la glande. Les recherches microscopiques faites avec soin sur des préparations d'animaux pilocarpinisés ou atropinisés ne sont pas très nettes et se prêtent mal à nous donner une idée du cycle sécrétoire de la cellule. Certainement, les deux poisons montrent en général une action sur les granulations dont ils provoquent tantôt l'augmentation, tantôt la diminution. Cependant, toutes les cellules d'une même pseudobranchie ne se montrent pas dans une phase semblable d'activité cellulaire. Au fond, toutefois, on peut assurer que ces granulations subissent des variations dans leur nombre suivant le stade fonctionnel. Le fait que ces granulations sont influencées par les injections de pilocarpine ou d'atropine nous permet de retenir comme vraisemblable qu'elles représentent véritablement des grains de sécrétion. » Tel est l'exposé que donne **Vialli** de ses recherches expérimentales chez *Esox lucius* et *Scardinius erytrophtalmus.*

La cellule pseudobranchiale possède donc, comme on a pu le voir par l'exposé qui précède, des caractères cytologiques qui doivent être l'expression d'une réelle activité fonctionnelle et qui ne sont certainement pas ceux d'une simple cellule de revêtement. Les granulations qu'elles renferment peuvent-elles être assimilées à des grains de sécrétion? Ni leur dissémination dans toute la cellule, ni leur mélange à l'intérieur du cytoplasme, quelle que soit leur taille, ne permettent de penser qu'elles puissent être

à un moment donné évacuées en dehors du corps cellulaire. D'autre part, les relations intimes de cette cellule avec la lamelle vasculaire sous-jacente permettent de penser que des échanges se produisent entre ces deux milieux et que la cellule pseudobranchiale possède un pouvoir de sécrétion interne. Nous considérerons donc les cellules pseudobranchiales, ainsi que nous l'avons fait dans notre premier travail, comme des éléments glandulaires endocrines. Mais il faut préciser qu'on doit prendre cette expression d'éléments glandulaires dans sa signification la plus large, c'est-à-dire celle d'éléments qui sont le siège d'un métabolisme important.

Cette nature glandulaire n'établit aucun rapprochement entre la pseudobranchie, organe d'origine conjonctive, et les glandes annexes de l'appareil branchial. Celles-ci dérivent, en effet, toujours de l'épithélium des poches et ne possèdent aucunement une irrigation vasculaire comparable à celle de la pseudobranchie. Les vaisseaux chez elles suivent la règle générale, c'est-à-dire se plient aux conditions de forme et de constitution de la glande. La pseudobranchie, au contraire, a un appareil vasculaire bien différent et qui est bâti sur le même type que celui des lamelles branchiales. Les cellules acidophiles sont simplement accolées à la lamelle vasculaire à pilastres; elles n'influent aucunement sur la disposition de cette dernière et c'est elle au contraire qui dirige leur mouvement. En un mot, la pseudobranchie ne peut être comparée qu'à une branchie véritable et l'élément accessoire qu'elle renferme, la cellule acidophile, est d'autant moins un obstacle à cette comparaison qu'on peut la rencontrer dans certaines lamelles branchiales, comme nous l'indiquerons plus loin.

C) *Lame cellulaire externe ou lame sous-épithéliale.* — En dehors de l'épithélium pseudobranchial, se voit une lame cellulaire mince à noyaux fusiformes ou triangulaires assez vivement colorés, intimement appliquée à la surface des cellules pseudobranchiales et dont elle se sépare souvent au cours des inclusions à la paraffine. Cette lame est de nature conjonctive, puisqu'elle prend naissance dans le syncytium mésenchymateux. C'est elle, comme nous l'avons dit plus haut, qui constitue l'enveloppe des cellules pseudobranchiales (p. 69) et dont l'insertion sur la lamelle vasculaire donne

en coupe l'image d'un cadre à trois côtés, dans les vues de profil de la cellule. Mais, dans les vues de face, ce cadre est visible aussi, et il se montre alors avec la forme d'un polygone plus ou moins régulier. On peut observer facilement cette lame cellulaire dans toutes les variétés de pseudobranchie, quelle que soit la disposition des lamelles. Chez *Cyprinus*, comme chez *Phoxinus* et *Chrysophrys*, chaque barbe pseudobranchiale montre la lame cellulaire externe intimement appliquée à celle de la barbe voisine et leurs

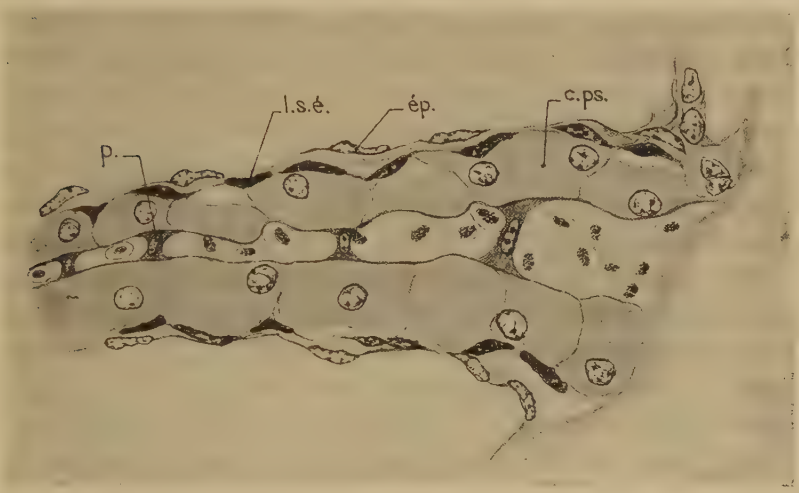

Fig. XXVIII. — Lamelle pseudobranchiale de *Trachinus draco*, (Reichert, oc. 4, obj. 1/12 imm., tir. 0; réduction de 1/5).

ép. épithélium de surface; *l. s. é.* lame sous-épithéliale; *c. ps.* cellule pseudobranchiale; *p.* cellule en pilastre.

noyaux étroitement moulés sur les interstices des cellules pseudobranchiales (Fig. XXIII). Dans d'autres cas, cette lame cellulaire externe, tout en étant toujours intimement appliquée contre les cellules pseudobranchiales, montre en dehors des rapports différents. Cela tient à la présence de l'épithélium de surface qui recouvre alors individuellement chaque barbe. Cette disposition se rencontre dans de nombreuses espèces, par exemple chez *Trachinus draco* L. (Fig. XXVIII) où l'on voit donc en dehors de la lamelle à pilastres trois assises cellulaires, à savoir : 1° l'assise pseudobranchiale; 2° la lame cellulaire externe, qui ici peut s'appeler lame sous-épithéliale;

3° l'épithélium de surface qui se continue avec celui de la cavité branchiale.

Les rapports de cet épithélium de surface avec la pseudobranchie sont, comme on va le voir, très différents suivant les cas, et permettent, de distinguer plusieurs types de pseudobranchies.

2° Épithélium de surface.

Il y a peu à dire sur la structure de l'épithélium de surface qui est formé le plus souvent de cellules aplaties à noyau allongé. Dans certains cas cependant, on voit çà et là quelques cellules à mucus. Chez *Crenilabrus melops* L., il s'agit même d'un épithélium épais, mais unistratifié, formé de cellules hautes, mélangées à des cellules à mucus très nombreuses et analogues à celles que l'on trouve sur l'épiderme du même animal et qui arrivent parfois à se toucher toutes. Chez *Gobius jozo* L., l'épithélium renferme, à côté de nombreuses cellules à mucus, d'autres cellules de formes semblables à contenu albuminoïde qui se colore en rose par l'éosine s'opposant ainsi nettement au contenu des cellules muqueuses voisines. Le reste de la structure des barbes est conforme à la règle générale, mais nous tenons à signaler la structure spéciale de l'épithélium dans ces deux espèces pour éviter toute méprise dans le cas où un observateur rencontrerait cette disposition singulière qui, à première vue, semble si éloignée de la structure typique.

La question des rapports de cet épithélium avec la pseudobranchie a une grande importance, car elle permet de bien comprendre les aspects différents que peut présenter l'organe suivant les espèces.

Chez les Téléostéens adultes, ces rapports peuvent se présenter sous quatre modalités qu'on peut contrôler aisément sur des coupes transversales de l'organe, c'est-à-dire sur des coupes perpendiculaires à l'axe des plumules; ces coupes sont, à ce point de vue, les plus démonstratives, mais nous avons toujours fait suivre leur étude de celle de coupes parallèles au plan de l'organe.

Voici quelles sont ces modalités :

Type I. — L'épithélium de la cavité branchiale peut recouvrir chaque plumule et s'enfoncer individuellement entre chaque barbe. Dans une telle pseudobranchie qui répond à la pseudobranchie libre de

J. Müller, les plumules sont écartées les unes des autres, saillantes, et l'organe a l'apparence d'une véritable hémibranchie (Fig. XXIX). C'est la modalité qui nous paraît la plus répandue. Nous en avons donné comme type *Trachinus draco* L., mais nous l'avons trouvée aussi chez *Uranoscopus scaber* L., *Blennius pavo* Risso, *Gunnellus vulgaris* Cuv., *Lophius piscatorius* L., *Gobius jozo* L., *Mullus barbabatus* W., *Trigla aspera* Rondel., *Scorpaena porcus* L., *Labrax lupus* Cuv., *Scomber scomber* L., *Pagrus orphus* Risso, *Smaris vulgaris* Cuv. et Val., *Labrus mixtus* L., *Crenilabrus melops* L., *Syngnathus*

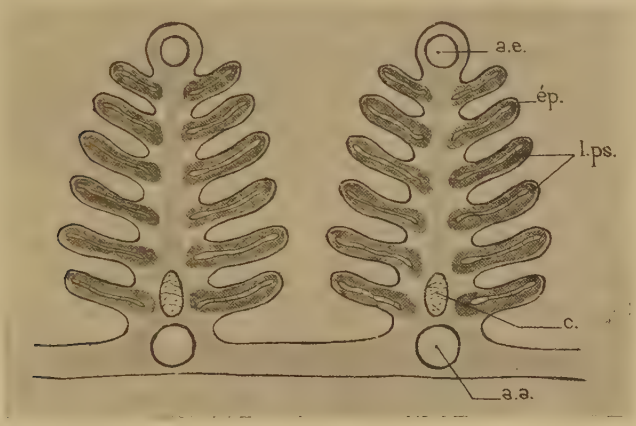

Fig. XXIX. — Coupe transversale de pseudobranchie de *Trachinus* (Type I). *ép.* épithélium; *a. a.* artère afférente; *a. e.* artère efférente; *c.* cartilage; *l. ps.* lamelles pseudobranchiales.

acus L., *Hippocampus guttulatus* Cuv., *Pleuronectes arnoglossus* Bonap., etc.

Type II. — L'épithélium peut recouvrir chaque plumule en s'enfonçant entre elle et sa voisine, mais sans pénétrer entre chaque barbe. On a ici aussi un organe penniforme, à plumules saillantes, écartées les unes des autres. Nous en avons donné comme type : *Chrysophrys aurata* L., mais nous l'avons trouvé aussi chez *Alosa sardina* Cuv. et *Mugil cephalus* Risso (Fig. XXX).

Type III. — L'épithélium peut passer au-dessus de l'organe jeté comme un voile continu mince et transparent sans s'enfoncer entre les plumules. Ici, les plumules sont rapprochées les unes des autres et les barbes de deux plumules voisines arrivent au contact et peuvent

même entrelacer leurs extrémités. Une telle pseudobranchie est visible au fond de la cavité branchiale et ses plumules, moins saillantes toutefois que dans les deux cas précédents, se distinguent très bien. Nous en avons donné comme type : *Phoxinus laevis* Oger (Fig. XXXI), mais nous l'avons observé aussi chez *Gasterosteus aculeatus* L. et chez *Phycis blennoides* Brunn.

Type IV. — La modalité précédente se retrouve dans d'autres pseudobranchies avec cette différence qu'une épaisse couche de

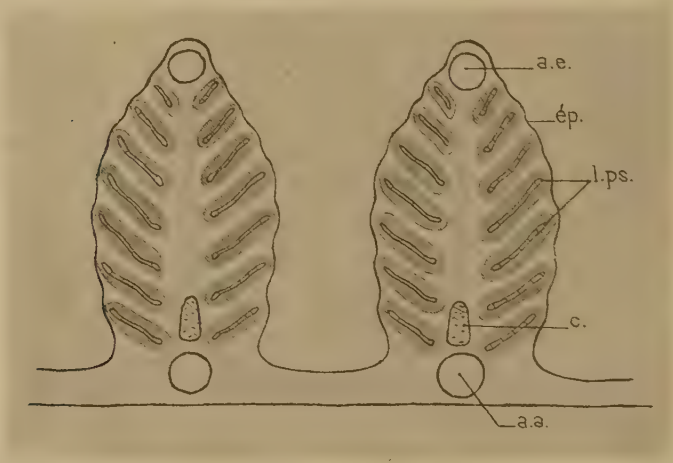

Fig. XXX. — Coupe transversale de la pseudobranchie de *Chrysophrys* (Type II). Même légende que figure XXIX.

tissu conjonctif vient alors doubler l'épithélium de surface. Dans ces conditions, l'organe est profond et n'est plus visible par transparence : on peut seulement quelquefois distinguer son relief. Cette disposition est parfois partielle, comme chez *Salmo* : dans ce cas, le tiers proximal des plumules seul est caché sous une lame d'apparence nacrée doublée d'un épais chorion au delà de laquelle les plumes et leurs barbes reparaissent, bien qu'elles soient encore couvertes par l'épithélium étendu sous forme d'un voile continu, mais mince et transparent comme dans le type III. Lorsque l'organe est entièrement caché sous la muqueuse au milieu d'un tissu conjonctif abondant, les lames gênées dans leur développement sont obligées de se plier sur elles-mêmes d'où leurs sinuosités et celles des barbes. Il en

résulte un changement complet dans la situation, la forme, l'aspect général de l'organe. C'est là, la pseudobranchie couverte de **J. Müller** (*Gadus minutus* L., *Merlangus vulgaris* Bonap., *Exocoetus volitans* L.). Elle constitue notre type IV (Fig. XXXII).

L'enfoncement de l'organe sous la muqueuse est, dans certains cas, l'aboutissant de phénomènes infiniment plus complexes. Ce n'est pas seulement l'interposition d'une couche de tissu conjonctif entre le tissu propre de la pseudobranchie et l'épithélium de surface qui

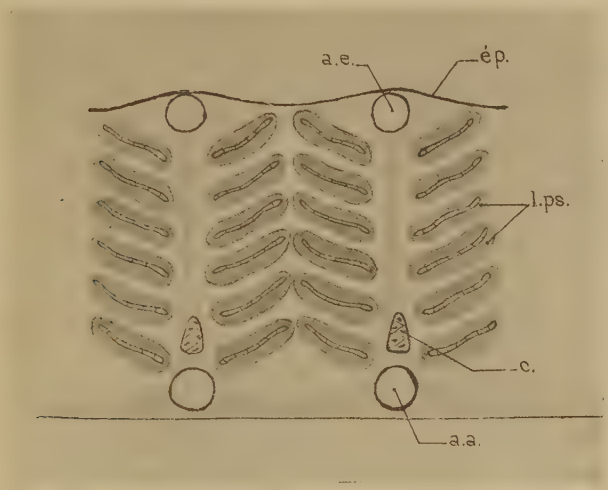

Fig. XXXI. — Coupe transversale de la pseudobranchie de *Phoxinus* (Type III). Même légende que figure XXIX.

intervient, il y a en plus, une série de processus qui entrent en jeu au cours de la différenciation des diverses parties de la tête, aboutissant à une véritable séquestration de la pseudobranchie (*Esox lucius* L., *Cyprinus carpio* L.). De la sorte, non seulement la pseudobranchie, mais encore le territoire auquel elle appartient, sont réellement enfermés dans la profondeur des tissus, et c'est une portion de la cavité sous-operculaire avec son épithélium qui est ainsi séquestrée. Cette catégorie de pseudobranchie est tout à fait à part et doit constituer le groupe des *pseudobranchies enfermées*. Le schéma ci-joint (Fig. XXXIII) permet de se rendre compte de la séquestration de la pseudobranchie chez *Cyprinus carpio* et de la plicature ultérieure dont elle est l'objet en raison de la formation de plumules

nouvelles dans la suite du développement. Nous donnerons plus loin, dans un chapitre spécial, les détails utiles sur cette question en reprenant l'étude du développement chez *Cyprinus* au point où nous l'avons laissé et l'on verra combien sont complexes chez cette espèce les transformations tardives de la pseudobranchie. Mais, avant d'aborder ce cas difficile, nous aurons à parler d'un cas plus simple, celui du Ganoïde *Amia* qui montre un début de séquestration de l'organe et permet, pour cette raison, de comprendre plus facilement

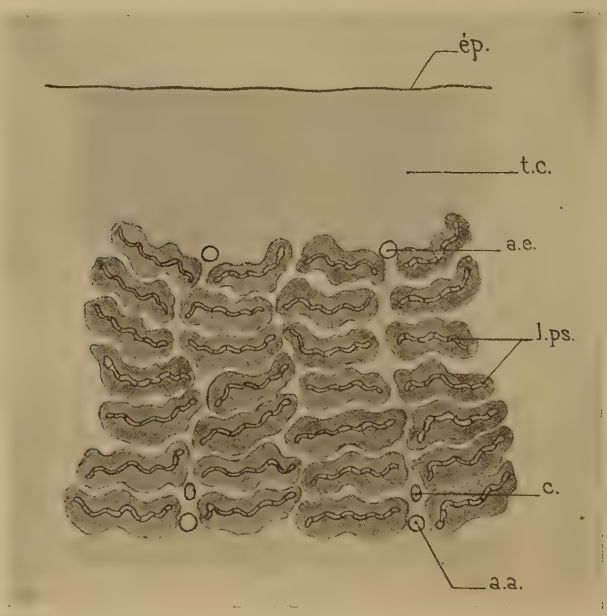

Fig. XXXII. — Coupe transversale de la pseudobranchie de *Gadus* (Type IV).
ép. épithélium; *a. a.* artère afférente; *a. e.* artère efférente; *c.* cartilage; *l. ps.* lamelles pseudobranchiales; *t. c.* tissu conjonctif.

ce processus. Les pseudobranchies enfermées, aussi bien que celle de *Gadus* et même à un plus fort degré qu'elle, montrent des sinuosités très marquées des plumules et des barbes et par suite, dans les coupes, l'aspect des unes et des autres est identique. Aussi, elles doivent faire partie du type IV dont elles ne sont qu'une modification bien plus topographique que structurale.

Les types de pseudobranchies donnés ci-dessus n'ont pas la moindre prétention à représenter une classification complète et défi-

nitive des formes que cet organe peut revêtir. Ils visent simplement à permettre de bien distinguer et de sérier convenablement les principales dispositions anatomiques connues jusqu'ici. D'ailleurs, on verra, dans le chapitre suivant, qu'il n'y a aucun rapport étroit entre la structure anatomique de l'organe dans une espèce et la position systématique de cette dernière.

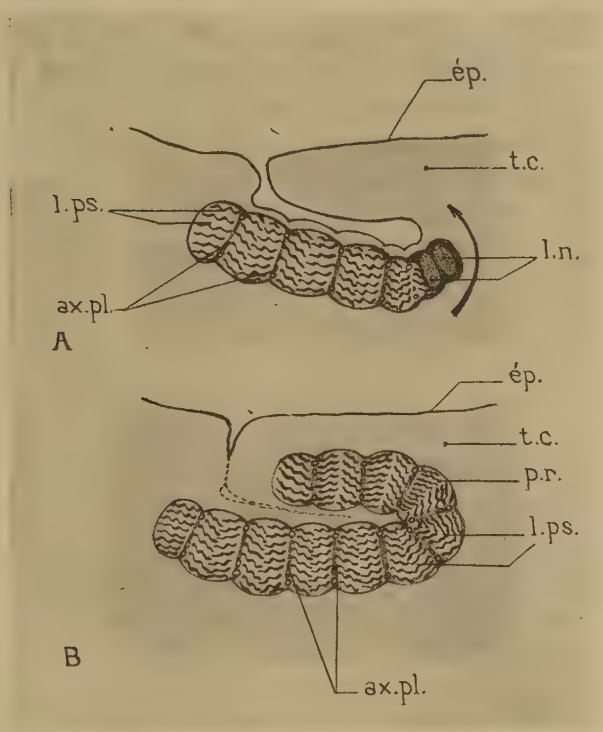

Fig. XXXIII. — La séquestration et la plicature de la pseudobranchie chez *Cyprinus*. A) Chez un embryon de 20 millimètres. — B) A l'état adulte.
ép. épithélium; *t. c.* tissu conjonctif; *ax. pl.* axe des plumules coupées tranversalement; *l. ps.* lamelles pseudobranchiales; *p. r.* partie repliée; *l. n.* lamelles en formation.

En somme, l'étude des rapports variés que présente la pseudobranchie avec l'épithélium de surface permet de se rendre compte que toutes les pseudobranchies sont couvertes. Ce qui a induit en erreur **J. Müller** dans sa division bien connue en pseudobranchies libres et pseudobranchies couvertes, c'est qu'il ignorait les rapports de la pseudobranchie avec l'épithélium de surface et qu'il considérait

le cas de *Salmo* comme une transition entre les deux groupes; pour lui, la pseudobranchie de ce Poisson était couverte vers sa base et libre vers sa pointe. Après lui, **Maurer** a répété la même erreur (1884). La pseudobranchie de *Salmo* est en réalité entièrement couverte comme toutes les autres. Par cette expression de pseudobranchie couverte, nous voulons dire que la partie essentielle de la pseudobranchie, c'est-à-dire la lamelle vasculaire et les cellules qui l'accompagnent, n'est point aussi strictement liée à l'épithélium de surface que dans les branchies vraies. Dans ces dernières, on ne peut en réalité séparer la formation vasculaire de la formation épithéliale qui la suit partout en s'appliquant étroitement sur elle. Dans la pseudobranchie, au contraire, une semblable liaison n'existe pas et les formations vasculaires sont toujours assez indépendantes de l'épithélium de surface pour arriver dans les cas extrêmes à être séparées complètement de lui par une quantité importante de tissu conjonctif.

La pseudobranchie apparaît ainsi relativement indépendante de l'épithélium, et c'est pour cela que j'ai dit dès le début de mes recherches que toutes les pseudobranchies étaient couvertes, voulant expliquer que toutes étaient en réalité individuellement distinctes et recouvertes secondairement d'une manière plus ou moins directe et immédiate par l'épithélium de la cavité branchiale.

Le développement que nous exposerons plus loin des plumules pseudobranchiales de *Cyprinus carpio* L., d'abord libres individuellement au moins sur une grande partie de leur étendue, puis secondairement recouvertes en masse par l'épithélium qui s'est retiré peu à peu de chacune d'elles justifie, nous semble-t-il, la séparation que nous proposons ici entre la partie vasculaire de la pseudobranchie et l'épithélium de surface. Cette disposition parait être en rapport avec la nature vasculaire endocrine de la pseudobranchie qui perd de plus en plus le contact avec l'épithélium de surface pour s'enfoncer progressivement dans le tissu conjonctif et par suite dans le milieu intérieur de l'organisme.

***

VALEUR SYSTÉMATIQUE DE LA PSEUDOBRANCHIE ABSENCE DE L'ORGANE

On a vu dans l'introduction (p. 4) que **J. Müller** avait porté son attention sur l'importance que peuvent avoir pour la systématique l'absence, la présence ou la disposition de la pseudobranchie. **Vialli** (1926, A) a récemment repris cette question et l'a étudiée de près dans différents groupes, notamment chez les Apodes, chez les Cyprinodontes et chez les Siluridés. Il a pu ainsi confirmer les données de **J. Müller** sur l'absence de pseudobranchie chez *Anguilla* et *Conger* adultes. Chez *Cobitis taenia*, il a établi également la justesse de l'assertion de **J. Müller**, c'est-à-dire le manque de pseudobranchie. Chez *Lebias calaritanus* C. V., il a étudié la formation décrite par **Mazza** en 1906 sous le nom de branchie supplémentaire et a vu qu'il s'agit là, à n'en pas douter, d'une pseudobranchie de type tout à fait normal. Il a signalé aussi que, chez *Gambusia Holbrookii* Grd., il existe une pseudobranchie. Dans ces deux cas, l'étude anatomo-microscopique montre une structure typique de pseudobranchie de Téléostéen avec cellules acidophiles et lames vasculaires à pilastres. De ces recherches, il résulte que le manque de pseudobranchie n'est pas caractéristique du groupe des Cyprinodontes puisqu'on la trouve chez *Lebias* et chez *Gambusia*.

Vialli a montré aussi que l'absence de pseudobranchie, qui est exceptionnelle dans les autres familles de Téléostéens, est au contraire la condition normale chez les Siluridés, comme l'avait bien vu **J. Müller**. **Mc. Kenzie** avait décrit, en 1884, chez le Siluridé *Amiurus catus*, sous le nom de pseudobranchie, une formation particulière en étroite dépendance de la carotide interne dont elle forme sur un certain trajet, les parois. **Vialli** a repris la question et, à l'aide de coupes en séries, a fait l'étude attentive decet organe et a prouvé que rien dans sa structure ne pouvait faire penser qu'il pût s'agir d'une pseudobranchie. Il lui accorde la simple signification de réseau admirable interposé sur la circulation préoculaire et dont la fonction pourrait être seulement de caractère mécanique sur les

conditions de la vascularisation. Il ajoute que cet organe pourrait peut-être avoir la même fonction que les corps vasculaires des pseudobranchies des Sélaciens, d'*Acipenser* et de *Lepidosteus*. Le cas de *Amiurus catus* entre donc dans la règle générale donnée par **J. Müller** pour les Siluridés.

Il nous a paru intéressant de rechercher si la disparition de la probranchie laissait chez l'Anguille subsister quelques traces de son existence. Bien entendu, il ne pouvait s'agir que de traces microscopiques, car il n'y a pas de doute qu'à l'état adulte il ne reste rien de la probranchie. Pour cela, non content d'étudier les Anguilles adultes, nous nous sommes procuré aussi un certain nombre d'Anguilles de montée dites « piballes », en Gironde, dont la tête, chez les plus petites, de la pointe du museau au bord postérieur de l'opercule, mesurait environ 6 millimètres. Sur ces animaux fixés vivants dans le liquide de Bouin, nous avons fait des coupes en séries de la tête, orientées les unes transversalement, les autres frontalement, et dans aucune de ces séries, nous n'avons rien rencontré qui puisse se rapporter à la probranchie de la larve.

***

LAMELLES PSEUDOBRANCHIALES ET LAMELLES BRANCHIALES

La structure histologique des lamelles pseudobranchiales doit naturellement être comparée à celle des lamelles branchiales. Cette étude faite dans diverses espèces permet d'établir le type originel commun d'où dérivent l'une et l'autre de ces formations.

La pseudobranchie d'*Acipenser* possède, ainsi que l'a fait remarquer **Vialli**, chez *Acipenser Naccarii* Bonap., des lamelles dépourvues de cellules acidophiles, mais cependant plus épaisses que les lamelles branchiales de ce Poisson. **Vialli** attribue ce fait à l'épaisseur relative de l'épithélium dans lequel il distingue un strate externe et un strate interne, sans cependant les séparer nettement, puisque sa figure 3 de la lamelle pseudobranchiale d'*Acipenser* rappelle tout à fait un syncytium dans lequel on ne peut, que d'une manière théorique, reconnaître des couches diverses. La figure que nous en donnons, chez *Acipenser sturio* L., permet, croyons-nous, de

mieux analyser les causes de cette épaisseur particulière de la lamelle pseudobranchiale et de distinguer nettement les diverses couches qui prennent part à sa constitution. En effet, on voit (Fig. IX) très bien au centre la lamelle vasculaire sur les faces de laquelle on aperçoit çà et là, englobés dans sa propre substance, des noyaux allongés perpendiculairement aux noyaux des pilastres et qui se distinguent bien des noyaux sus-jacents par leur forme plus globulaire et leur teinte plus claire, résultant de leur plus grande richesse en suc nucléaire et d'une abondance moindre en substance chromatique. La situation de ces noyaux dans l'épaisseur même de la couche limite des lamelles vasculaires, coïncide assez bien avec les images rencontrées au début de la formation des cellules acidophiles, et il est difficile de ne pas les considérer comme homologues à celles-ci ou mieux comme les représentants des premiers stades des cellules pseudobranchiales arrêtées dans leur développement et ne parvenant jamais à s'entourer de cytoplasme acidophile et à se séparer des lamelles vasculaires qui leur ont donné naissance. Entre ces lamelles et l'épithélium de surface, à contours cellulaires nets et dont chaque cellule fait, comme l'a remarqué **Vialli**, une légère saillie convexe vers l'extérieur, se trouve une assise relativement épaisse de cellules à noyaux aplatis et plus chromatiques, à laquelle on peut donner le nom de couche sous-épithéliale. Ainsi, nous pouvons considérer aux lamelles pseudobranchiales d'*Acipenser* trois formations distinctes : 1° Au centre, la lamelle vasculaire avec ses pilastres et sur ses faces quelques noyaux, engagés dans l'épaisseur de celles-ci, à grand axe perpendiculaire à ceux des pilastres et qui répondent vraisemblablement aux premiers stades des cellules pseudobranchiales qui ici, n'iraient pas plus loin. 2° La couche des noyaux plus colorés que nous avons désignée plus haut sous le nom de sous-épithéliale et qui répond au strate interne de **Vialli**. 3° Enfin, l'épithélium de surface à cellules légèrement saillantes du côté externe et qui répond au strate externe de **Vialli**. Cette disposition se superpose très aisément à celle des lamelles pseudobranchiales du type *Trachinus*, par exemple, que j'ai exposée plus haut (Fig. XXVIII). La seule différence, est que, chez *Acipenser*, les cellules acidophiles ne se sont pas développées et sont restées au stade de début.

Cette constitution des lamelles pseudobranchiales peut se paralléliser, croyons-nous, avec celle des lamelles branchiales vraies dont elle ne diffère que par certains traits particuliers. Les dispositions fondamentales sont les mêmes : le réseau vasculaire à pilastres est constitué de la même façon, ainsi que je l'ai montré dans mon premier travail. D'autre part, la couche de noyaux chromophiles interposée dans la pseudobranchie entre les cellules acidophiles et l'épithélium, et que nous avons signalée plus haut chez *Trachinus* sous le nom de couche sous-épithéliale, peut être comparée à celle qui a été décrite sous ce même nom dans les lamelles branchiales et dont nous avons déjà parlé (voir p. 70). La plus grande différence entre lamelles branchiales et lamelles pseudobranchiales consiste dans la production, au niveau de ces dernières, de la couche de cellules acidophiles. Mais cette différence, qui paraît à première vue capitale, se trouve singulièrement atténuée par les faits suivants. Tout d'abord, la cellule pseudobranchiale si caractéristique des pseudobranchies des Téléostéens, ne se rencontre pas cependant exclusivement dans cet organe. On peut en trouver, d'une façon exceptionnelle, il est vrai, dans des lamelles branchiales. C'est ainsi que, chez les Lophobranches, ou tout au moins dans les genres *Hippocampus* et *Syngnathus*, qui possèdent cependant une pseudobranchie typique, nous avons observé chez l'adulte et aussi chez l'embryon à partir du stade de 8 millimètres environ, au niveau des vraies branchies des plages plus ou moins étendues de cellules acidophiles (Fig. XXXIV): certaines lamelles en ont sur toute leur longueur, d'autres en sont dépourvues, d'autres enfin n'en possèdent que vers leur base ou au contraire vers leur extérmité distale et on peut voir alors la continuité de l'assise des cellules pseudobranchiales avec une lame mince disposée sous l'épithélium de surface et pourvue de noyaux aplatis. Il faut noter que, dans ces cas, il arrive parfois que, au lieu d'avoir à faire à une assise de cellules acidophiles, il s'agit plutôt d'une nappe acidophile continue sans séparations cellulaires, comparable à celle qui existe dans la pseudobranchie chez l'embryon.

Nous avons observé aussi, chez les Leptocéphales, au niveau des lamelles des vraies branchies, une assise de cellules acidophiles parfaitement développée.

L'appareil branchial des Leptocéphales présente d'ailleurs d'autres particularités. **Grassi** a montré, il y a quelques années (1914), que chez les larves de Murénoïdes, la pseudobranchie, qui disparaîtra plus tard chez l'adulte, existe à ce stade et possède une fonction respiratiore certaine ainsi que le prouvent ses connexions vasculaires. Les lamelles de ses plumules sont très développées, alors que celles des branchies sont à ce moment-là beaucoup plus petites. Dans une larve de *Conger conger* de 0 m. 021, la pseudobranchie possède environ une demi-douzaine de lames alors que l'on ne trouve pas encore trace de feuillets branchiaux, excepté sur le premier arc. Aussi, **Grassi** a proposé très justement de donner

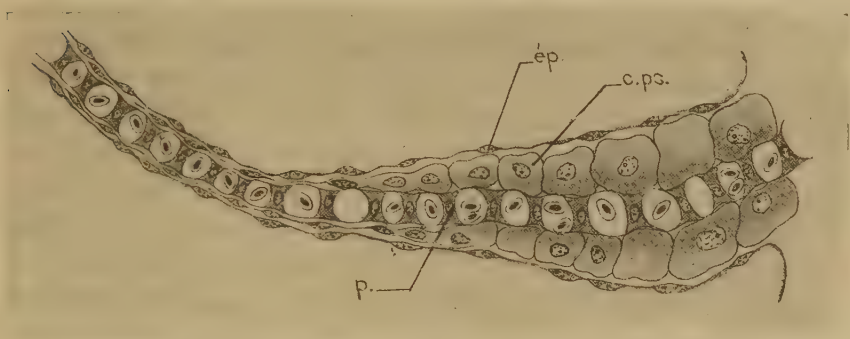

FIG. XXXIV. — Lamelle branchiale d'*Hippocampus* (Reichert, oc. 4, obj. 6, tir. 0, réd. 1/5). *ép.* épithélium de surface; *c. ps.* cellule pseudobranchiale; p. cellule en pilastre.

pour ces raisons à cet organe le nom de *probranchie*. Or les lamelles de la probranchie ne possèdent pas de cellules acidophiles; elles sont simplement constituées par un épithélium plat recouvrant la lamelle vasculaire. Vers leur base et au niveau de la lame (listerelle de Grassi), il existe de grandes cellules polyédriques qu'il convient de ne pas confondre, d'après **Vialli**, avec des cellules pseudobranchiales. Nous reviendrons plus loin sur cette question de la probranchie dont le grand intérêt réside surtout dans les rapports vasculaires.

Récemment **Vialli** (1926, B) a décrit dans la pseudobranchie de *Fierasfer* et d'*Ophidium* adultes une disposition qui se rapproche de celle que nous venons de rapporter dans la probranchie des Murénoïdes, à savoir l'absence de cellules acidophiles au niveau des lamelles pseudobranchiales.

L'étude comparative faite dans diverses espèces nous permet d'expliquer ces différences à première vue assez singulières. En effet, la structure des lamelles pseudobranchiales d'*Acipenser* nous a montré que l'on trouve chez ce Ganoïde à l'état d'ébauches les éléments qui peuvent se développer ou régresser au contraire suivant les cas, de manière à nous faire comprendre aussi bien l'existence de pseudobranchies sans cellules acidophiles que la présence de ces dernières dans certaines lamelles branchiales vraies. On peut donc présenter l'hypothèse d'un plan d'architecture unique pour la branchie et la pseudobranchie : toute lamelle branchiale ou pseudobranchiale typique comprend de dedans en dehors : 1° une lamelle vasculaire centrale à pilastres, 2° une lame cellulaire plus ou moins séparée de la précédente et qu'on pourrait appeler lame tangentielle, 3° une lame sous-épithéliale, 4° l'épithélium de surface. La lame sous-épithéliale dérive du syncytium initial au sein duquel les lamelles vasculaires prennent naissance. On la voit facilement dans la plupart des lamelles branchiales et des lamelles pseudobranchiales. Dans le cas d'*Acipenser* elle est particulièrement nette. La couche tangentielle de la lame vasculaire a aussi un sort variable, tantôt elle ne se sépare pas de celle-ci (*Acipenser*); tantôt elle forme la couche continue de cellules pseudobranchiales des Téléostéens et d'*Amia*. D'autres fois (Lophobranches), elle se sépare comme couche distincte de la lame vasculaire, mais se comporte différemment suivant les points, donnant ici des cellules pseudobranchiales, là des cellules aplaties, ressemblant absolument à la couche sous-épithéliale qui d'ailleurs fait défaut.

On est donc en droit de penser que lamelles branchiales et lamelles pseudobranchiales, sont originellement et potentiellement identiques, mais en raison des conditions dans lesquelles chacune d'elles se développe, certaines de leurs couches constituantes prennent des dispositions particulières. Dans les vraies branchies, où la fonction respiratoire est prépondérante, la couche sous-épithéliale et la couche tangentielle restent minces, et, le plus souvent, la dernière ne se montre pas; cependant elle peut apparaître d'une manière aberrante et dans des cas exceptionnels. C'est ce que l'on voit chez les Lophobranches où les cellules acidophiles s'observent en des plages limitées. Dans les pseudobranchies, au contraire, nous nous trouvons

en présence de deux cas : 1° la pseudobranchie présente des caractères glandulaires et alors il existe des cellules acidophiles; c'est le cas chez la grande majorité des Téléostéens et chez *Amia*; 2° la pseudobranchie, tout en ayant perdu sa valeur respiratoire à cause de ses nouveaux rapports vasculaires, ne présente aucun caractère glandulaire; dans ce cas, sa structure se rapproche de celle des lamelles branchiales, avec les quelques différences indiquées plus haut, comme chez les Sélaciens, la plupart des Ganoïdes et quelques très rares Téléostéens.

***

LES PSEUDOBRANCHIES ENFERMÉES

Comme on a pu le voir plus haut, toutes les pseudobranchies des Téléostéens sont couvertes, puisque leurs lamelles vasculaires ne sont jamais en contact immédiat avec l'épithélium de surface, même lorsque ce dernier, comme chez *Trachinus*, se glisse entre chaque barbe et la recouvre individuellement. Même dans ce cas, cet épithélium n'est pas accolé aux cellules pseudobranchiales dont il est séparé par la lame sous-épithéliale très distincte. Dans tous les autres types, la séparation est encore plus marquée, si bien que la plupart des barbes pseudobranchiales n'ont plus aucun contact direct avec l'épithélium. Mais la distinction de **J. Müller** en pseudobranchies libres et en pseudobranchies couvertes, comprise au point de vue macroscopique, est vraie cependant. Les pseudobranchies couvertes de cet auteur sont en réalité souvent des pseudobranchies enfermées sous la muqueuse et c'est pour cela que, dans les espèces où on les trouve, on ne peut arriver à les voir qu'après incision des plans superficiels.

L'exemple du Ganoïde *Amia calva* Bonap. que nous allons étudier tout d'abord, parce que nous le considérons comme un cas simple, nous permettra de mieux comprendre ensuite des cas de séquestration plus compliqués, tels que celui de *Cyprinus carpio* L..

La pseudobranchie du Ganoïde Amia calva

Le Ganoïde *Amia calva* Bonap. possède une pseudobranchie de Téléostéen par la constitution de ses lamelles et par la présence à leur niveau de l'élément caractéristique des pseudobranchies de ce groupe, la cellule pseudobranchiale ou cellule acidophile. Cette cellule se présente chez *Amia* avec ses caractères cytologiques habituels, tant pour ce qui concerne la structure et les réactions du cytoplasme que pour les caractères du noyau. Nous ne reviendrons pas sur sa description. Mais, d'un autre côté, à cause de la persistance du canal de l'évent, la pseudobranchie d'*Amia* a des rapports et une situation qu'il n'est pas possible de trouver chez un Téléostéen.

Le canal de l'évent d'Amia calva. — Lorsqu'on examine une tête d'*Amia* en écartant l'opercule d'une part et le paquet branchial d'autre part, on ne voit pas de pseudobranchie. De plus, comme c'était le cas chez *Polyodon*, la face interne de l'opercule ne porte aucun feuillet branchial; il n'y a pas d'hémibranchie hyoïdienne chez *Amia*. Mais si on examine de plus près, on voit qu'il existe cranialement, à l'insertion supérieure du premier arc branchial vrai, un orifice de forme triangulaire en avant duquel se remarque un relief assez marqué de la muqueuse. Cet orifice n'est autre que l'orifice interne du canal de l'évent, et le relief de la muqueuse, est produit par la présence de la pseudobranchie dans la profondeur des tissus. On voit très bien les choses en incisant la muqueuse, ou encore, comme nous l'avons fait chez un *Amia* de 6 centimètres de long et dont la tête avait environ un centimètre, en éclaircissant à l'essence de girofle ou au xylol. La transparence des tissus ainsi réalisée montre la situation de l'organe et ses rapports avec l'orifice du canal. L'étude des coupes en séries faites soit dans le plan frontal, soit dans le plan transversal, vient compléter et préciser les données ainsi obtenues.

Il existe chez *Amia* une poche de l'évent s'ouvrant dans le pharynx et qui persiste toute la vie. Il ne semble pas, d'après les indications embryologiques que nous avons pu trouver sur ce point dans la littérature, qu'il y ait jamais eu de fente mandibulaire, même dans les stades les plus jeunes du développement. Il n'y a donc à aucun

moment d'orifice externe de l'évent, il y a seulement un canal de l'évent en forme de diverticule borgne du côté externe, c'est-à-dire une poche de l'évent. Les coupes transversales de la tête sont démonstratives à cet égard (Fig. XXXV); on voit, partant du pharynx, un cul-de-sac qui se dirige obliquement de bas en haut et de dedans en dehors; dans son trajet, il présente avec les pièces squelettiques des rapports importants; peu après son point de départ pharyngien, on le voit en effet placé entre le crâne en dedans et l'hyo-mandi-

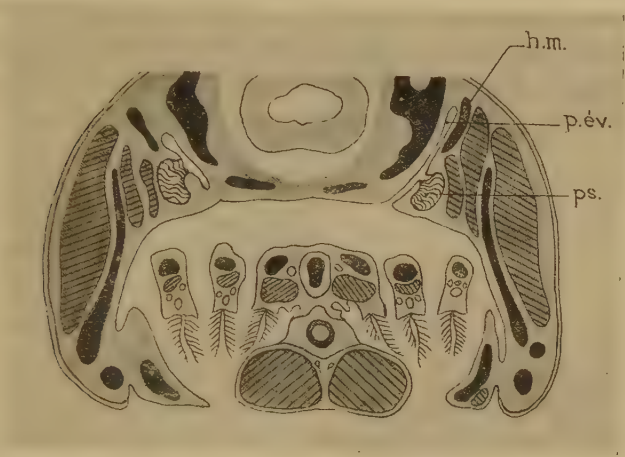

Fig. XXXV. — *Amia calva* : rapports de la poche de l'évent et de la pseudobranchie sur une coupe transversale de la tête.
p. év. poche de l'évent; *ps.* pseudobranchie; *h. m.* hyo-mandibulaire.

bulaire en dehors. Ce cul-de-sac possède un revêtement épithélial qui se continue avec celui du pharynx. Au niveau de son ouverture dans la cavité pharyngienne, la muqueuse s'épaissit et forme ainsi une sorte de bourrelet qui limite avec une grande netteté les bords de l'orifice.

Sur une pièce éclaircie comme celle dont nous avons parlé plus haut, on voit que cet orifice est situé dans la région de la voûte du pharynx, dans sa portion la plus antérieure et la plus haute; il siège sous la base du crâne en dedans de l'hyo-mandibulaire et dans le prolongement du diamètre horizontal de l'œil; il a la forme d'une fente longitudinale, mais plus large en arrière, ce qui lui donne l'aspect triangulaire. Mais l'attention est attirée surtout par la présence à ce niveau de la pseudobranchie.

La pseudobranchie. — Elle est relativement volumineuse si on la compare aux dimensions de l'orifice de la poche de l'évent et donne l'impression d'un organe épais, lenticulaire, montrant une série de festons qui répondent aux diverses plumules. Sur les coupes, il est aisé de se rendre compte qu'elle en porte une douzaine environ très serrées les unes contre les autres, car les nombreuses barbes longues et sinueuses de deux plumules voisines arrivent à se toucher et même à s'imbriquer légèrement.

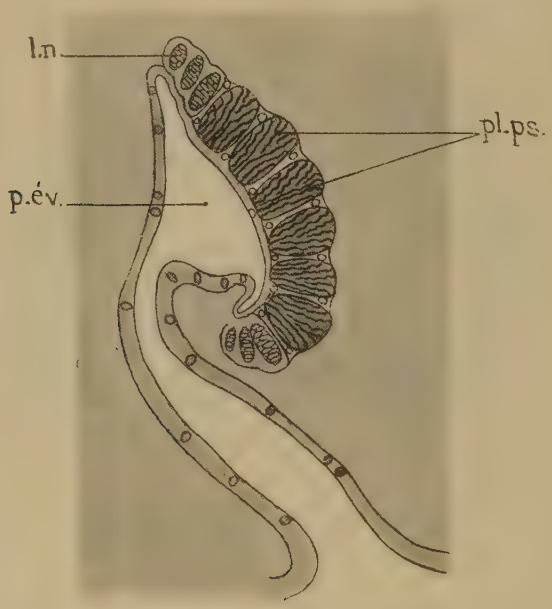

Fig. XXXVI. — *Amia calva* : rapports de la poche de l'évent et de la pseudobranchie (côté droit) sur une coupe frontale de la tête.
pl. ps. plumules pseudobranchiales; *p. év.* poche de l'évent; *l. n.* lamelles en formation.

Sur une coupe frontale de la tête légèrement oblique d'avant en arrière et de bas en haut, on rencontre la pseudobranchie dans sa plus grande longueur, et il est facile de voir ses rapports avec la poche de l'évent (Fig. XXXVI). Celle-ci se montre comme une cavité aplatie latéralement, c'est-à-dire entre la base du crâne et les muscles rattachés à l'hyo-mandibulaire, et qui présente sur son bord externe ou latéral un diverticule spécial en rapport avec la pseudobranchie. Au niveau de cette dernière, l'épithélium qui la recouvre et se continue

régulièrement avec l'épithélium du reste de l'évent, devient mince. Il est formé cependant de plusieurs rangs de cellules prismatiques ou cubiques serrées les unes contre les autres et entre lesquelles on voit de distance en distance une cellule à mucus. Les plumules pseudobranchiales sont formées par un axe clair dirigé radialement par rapport à la cavité du diverticule, et on distingue, dans chacune d'elles, les deux vaisseaux qui occupent ses deux extrémités. Les barbes qui en partent, forment, avec celles de la plumule voisine, une masse quadrilatère à angles mousses dont l'extrémité proximale repose sur l'épithélium du diverticule de l'évent, tandis que l'extrémité distale fait une saillie peu marquée dans le tissu conjonctif ambiant. De la sorte, l'organe se présente comme une série de corps quadrilatères ou ovalaires séparés les uns des autres par l'axe des plumules, au contact de l'épithélium de l'évent en dedans et dessinant du côté externe autant de festons qu'il y a de masses de barbes entrelacées, les axes des plumules répondant à l'intervalle entre deux festons saillants. Dans les exemplaires que nous avons étudiés et dont le développement n'était pas encore achevé, on trouve aux deux extrémités de la pseudobranchie des lamelles en voie de formation destinées à augmenter bientôt la masse de l'organe. Pareille remarque avait été déjà faite par nous antérieurement chez des exemplaires parfaitement achevés, mais non adultes de certains Téléostéens (*Cyprinus*, *Phoxinus*).

La communication de ce diverticule pseudobranchial avec le spiracle s'effectue par le canal étroit indiqué dans la Figure XXXV, de telle sorte qu'elle s'observe seulement sur un petit nombre de coupes. Toutefois, sur les coupes transversales, au niveau même où ce canal existe, se trouve le prolongement dorsal du spiracle qui se continue au-dessus de la pseudobranchie jusqu'à la terminaison en cul-de-sac de l'évent.

Il résulte de cette disposition que, sur les coupes frontales, il n'existe qu'un petit nombre de sections présentant une disposition analogue à celle de la Figure XXXVI. Au-dessus ou en dessous de ces coupes, on ne voit plus de communication de la pseudobranchie avec le spiracle, mais on trouve, au contraire, des restes du diverticule pseudobranchial, représentés par l'épithélium limitant à la face concave de la pseudobranchie une cavité irrégulière très étroite

en forme de fente et qui, du reste, ne tarde pas à disparaître. Sur les coupes transversales, la communication du diverticule pseudobranchial avec l'évent ne donne jamais lieu à des figures aussi claires et aussi démonstratives que celles représentées en coupe frontale, parce que ces coupes ne passent pas suivant l'axe du développement de ce diverticule.

La disposition de la pseudobranchie d'*Amia* permet de comprendre la formation des pseudobranchies couvertes décrites par **J. Müller**. La pseudobranchie d'*Amia*, en effet (Fig. XXXVI), représente assez bien une pseudobranchie de *Phoxinus* qui, au lieu de rester plane et même légèrement convexe, se creuserait en cupule dont les bords tendraient à se refermer comme une bourse. Or ce mouvement de séparation entre l'épithélium et une partie de la pseudobranchie, mouvement que nous voyons si nettement indiqué aux deux extrémités de l'organe chez *Amia*, résulte de certaines nécessités topographiques qui s'opposent à un déploiement de la pseudobranchie comparable à celui que nous voyons dans toutes les pseudobranchies libres. Théoriquement, toute pseudobranchie devrait être une formation saillante et libre, comme l'est la branchie de l'évent dans les embryons de Poissons où elle existe. Mais on sait depuis **J. Müller** qu'il n'en est pas ainsi. Les observations comparatives que j'ai faites m'ont conduit à comprendre ce développement singulier de la manière suivante : la pseudobranchie se développe initialement comme une formation saillante à la surface de l'évent, là même où ce dernier n'a qu'une durée très courte et des dimensions très réduites comme chez les Téléostéens (**Dohrn**), et on peut admettre qu'il y a, dans l'embryon, un certain territoire de la cavité pharyngienne, ou mieux de son diverticule spiraculaire, qui est dévolu à la formation de la pseudobranchie, et on peut donner à ce territoire le nom de champ pseudobranchial.

Chez *Amia*, étant donnée l'étroitesse du canal de l'évent, il est impossible à la pseudobranchie de faire saillie dans sa lumière, et dès lors la surface pseudobranchiale a dû se déprimer en fossette, de manière à pouvoir se placer ainsi en dehors de la lumière de l'évent, tandis que les formations pseudobranchiales s'enfoncent dans le tissu conjonctif ambiant. La bourse pseudobranchiale, dans les exemplaires que nous avons examinés et qui étaient tous à peu

près de la même taille (0 m. 06 du bout du museau à l'extrémité de la nageoire caudale), était limitée à la partie moyenne de la pseudobranchie dont les extrémités s'étendaient au delà de ces limites dans tous les sens, de telle sorte que sa cavité n'apparaît que dans un nombre restreint de coupes, et que, dans la plupart des sections intéressant l'organe, on rencontre les plumules de ce dernier entièrement entourées de tissu conjonctif et sans aucun rapport avec la muqueuse du canal spiraculaire dont elle est séparée par une certaine quantité de tissu conjonctif sus-indiqué.

En somme, cette description montre que le territoire de la muqueuse pharyngienne qui donne naissance à la pseudobranchie est chez *Amia* le siège d'une séquestration qui le sépare du spiracle sur lequel il a pris naissance. Chez les exemplaires que j'ai examinés, cette séparation n'est pas totale, puisqu'il existe encore, sur certaines coupes frontales, une assez large communication de l'évent et de la bourse pseudobranchiale. Peut-être, en est-il de même pendant toute la vie de l'animal, mais je ne puis le dire, n'ayant pas observé d'individus ayant atteint toute leur taille.

Cette disposition est véritablement intermédiaire, au point de vue du mécanisme de la formation des parties, entre la pseudobranchie de *Phoxinus*, par exemple, et celle de *Cyprinus*; elle nous montre une pseudobranchie dont la fermeture n'est pas encore complète, mais qui par son reploiement, par la disposition de ses barbes, permet de comprendre aisément ce qu'il arrive lorsque la fermeture du territoire pseudobranchial est achevée. Chez *Amia*, le territoire pseudobranchial reste attaché au canal spiraculaire qui est son lieu d'origine et il peut en être ainsi parce que le canal spiraculaire est encore assez vaste au début pour permettre à ce champ pseudobranchial de se développer à son niveau. Lorsqu'il n'en est pas ainsi, comme chez *Lepidosteus*, et plus encore chez les Téléostéens, le champ pseudobranchial est transféré dans la cavité sous-operculaire et, suivant les conditions topographiques de l'extrémité craniale de cette cavité, il s'y développe d'une manière différente, soit en pseudobranchies libres, parmi lesquelles on peut distinguer les diverses catégories indiquées plus haut, soit au contraire en pseudobranchies enfermées, comme c'est le cas chez *Cyprinus*.

La pseudobranchie de Cyprinus carpio L.

Nous arrivons maintenant à l'étude de cas de fermeture plus complexes tels que celui de *Cyprinus carpio* L., que nous avons pu suivre sur des séries d'embryons.

Rappelons tout d'abord que la pseudobranchie libre des Téléostéens adultes est, par sa forme et par sa situation, sinon par sa

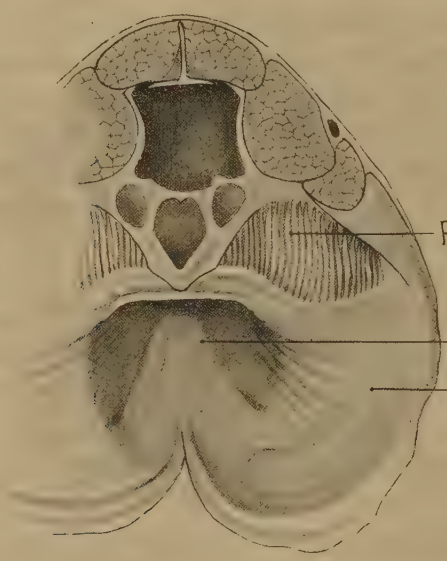

Fig. XXXVII. — Pseudobranchie de *Pagrus orphus* vue en place.
ps. pseudobranchie; *c. ph.* cavité pharyngienne; *operc.* face interne de l'opercule.

structure, très semblable à celle de *Lepidosteus* adulte, et siège comme celle-ci dans un plan transversal de chaque côté de la colonne vertébrale, avec sa base tournée en bas et les pointes libres de ses lames tournées en haut, par conséquent dorsalement. En réalité, elle est placée dans la paroi craniale de la cavité sous-operculaire en dehors de la fente hyo-branchiale très développée chez les Téléostéens.

La face craniale de la cavité sous-operculaire varie elle-même assez largement suivant la forme de la tête et celle du paquet

formé par les extrémités dorsales des arcs branchiaux venant se placer sous la base du crâne. Dans certains Poissons, comme chez *Thynnus*, *Pagrus*, etc. (Fig. XXXVII), cette face de la cavité sous-operculaire est à peu près perpendiculaire à la colonne et elle est formée par un plan transversal situé à peu de distance en arrière de l'œil. Dans ce cas, la pseudobranchie a toute facilité pour s'étendre sur cette partie transversale de la cavité branchiale et même pour se prolonger sur la face interne de l'opercule. Dans d'autres cas, comme chez *Esox* par exemple, la pseudobranchie comme l'hyo-mandibulaire lui-même, est beaucoup plus en arrière de la cavité orbitaire et la paroi craniale de la cavité sous-operculaire, au lieu d'être transversale, est au contraire très oblique. Dans ces cas, par conséquent, la cavité sous-operculaire se prolonge en avant en se rétrécissant beaucoup. Lorsqu'elle est transvervale ou peu oblique, la pseudobranchie peut, comme nous l'avons dit, s'étendre vers l'opercule et l'envahir plus ou moins; lorsqu'elle est très oblique et que par conséquent la cavité sous-operculaire à son niveau est très rétrécie, la pseudobranchie ne peut se développer librement et il arrive même des cas où le territoire pseudobranchial, c'est-à-dire la surface sur laquelle se développent les lames de ce nom, est séparé secondairement de la cavité sous-operculaire et où la pseudobranchie se trouve par suite profondément cachée sous les tissus qui l'entourent de toutes parts.

L'extension du territoire pseudobranchial bien au delà des limites que semblerait devoir lui assigner son origine dans la fente spiraculaire ne s'observe pas simplement dans la pseudobranchie, mais encore dans ce que l'on a appelé les *branchies accessoires* des Téléostéens. Ces branchies se développent à l'extrémité dorsale de certains arcs branchiaux sous la forme de saillies arborescentes ou de crêtes plus ou moins saillantes, étendues dans les diverticules de la cavité sous-operculaire, qui se prolongent parfois comme chez *Saccobranchus* sur une certaine partie du tronc. Or, ces divers plis branchiaux possèdent, comme l'a montré **Max Rauther** (1910), une vascularisation tout à fait identique à celle des branchies c'est-à-dire constituée par des lamelles à pilastres, comme on peut le voir pour *Clarias*, dans les figures 15 à 18 de son travail, pour *Saccobranchus fossilis* dans les figures 24 à 26. Cette disposition

montre que la formation de diverticules de la cavité branchiale destinés à contenir des lamelles branchiales ou des lamelles pseudobranchiales, est extrêmement répandue chez les Poissons, et que les vaisseaux, qui peuvent se développer sur les points limites de ces diverticules dans des saillies de leurs parois disposées en formations lamellaires, offrent tous la structure de lamelles à pilastres qui paraissent donc être caractéristiques de tous les systèmes capillaires susceptibles de se développer sur une partie quelconque des arcs aortiques primitifs.

Fig. XXXVIII. — Coupe transversale de *Cyprinus carpio* de 11 millimètres. *ps.* pseudobranchie.

La séquestration du territoire pseudobranchial s'explique très aisément après les données que nous avons déjà indiquées chez *Amia*, et en tenant compte d'observations faites sur des stades avancés du développement de la Carpe.

La description du développement de la pseudobranchie de *Cyprinus carpio* L. donnée plus haut, s'était arrêtée à un stade important mais non définitif du développement, à la formation des lamelles pseudobranchiales. Chez un embryon de 11 millimètres (Fig. XXXVIII), celles-ci sont groupées en plumules libres. L'épithélium de surface s'enfonce jusqu'à leur base et les sépare les unes des autres par des sillons très marqués. Jusqu'au stade de 13 millimètres

environ, la pseudobranchie présente cet aspect (Fig. XXXIX). A partir de ce moment, les plumules se montrent plus rapprochées les unes des autres : les sillons de séparation disparaissent, et l'épithélium qui les tapissait, remontant progressivement de la base vers la surface, finit bientôt par former au-dessus des plumules une lame continue (Fig. XL). A ce moment, l'organe qui, par la fente hyo-branchiale, est allé s'étendre vers la cavité sous-operculaire, a une disposition qui rappelle tout à fait celle de *Phoxinus* adulte. Mais il intervient alors des modifications topographiques locales qui vont changer la structure des parties. Au stade de 20 millimètres[1], on

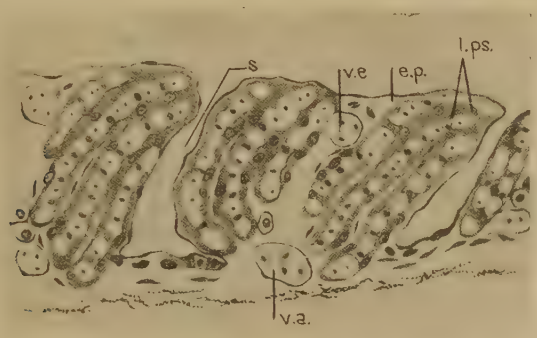

Fig. XXXIX. — *Cyprinus carpio* de 12 millimètres.
Plumules branchiales séparées les unes des autres.
ép. épithélium de surface; *s.* sillon séparant les plumules; *v. a.* vaisseau afférent; *v. e.* vaisseau efférent; *l. ps.* lamelles pseudobranchiales.

peut commencer à observer que la muqueuse de la voûte du pharynx s'est beaucoup épaissie et c'est cet épaississement qui constituera plus tard la *langue de carpe*. Ses bords droit et gauche forment vers le côté ventral une saillie qui tend à recouvrir la pseudobranchie de manière à l'enfermer dans une cavité spéciale. Le mouvement de fermeture est facile à suivre sur des coupes transversales (Fig. XLI). La jonction du repli palatin avec le bord externe du champ pseudobranchial isole ce dernier, l'empêche de s'étendre comme il devrait le faire à la suite de la multiplication des plumules et contraint ces dernières à s'enfoncer dans la profondeur.

1. Il faut signaler que des embryons de la même taille ne présentent pas tous le même état de développement, et parmi ceux que j'ai étudiés quelques-uns étaient plus, d'autres moins avancés que celui décrit.

En même temps, par suite de leur prolifération, les lames pseudobranchiales, sont obligées, pour prendre place, de se développer autour de l'extrémité médiale de la cavité épithéliale qui a été séquestrée du reste de la chambre branchiale dans le mouvement de fermeture (Fig. XXXIII). Ainsi se forme la *plicature* que l'on observe dans beaucoup de branchies enfermées, notamment chez *Cyprinus* et qui est représentée dans les Figures XVI et XLII. Cette plicature détermine dans l'organe la formation d'une sorte de hile dans lequel sont contenus les vaisseaux afférent et efférent et où l'on peut trouver dans les exemplaires très jeunes, quelques traces de la

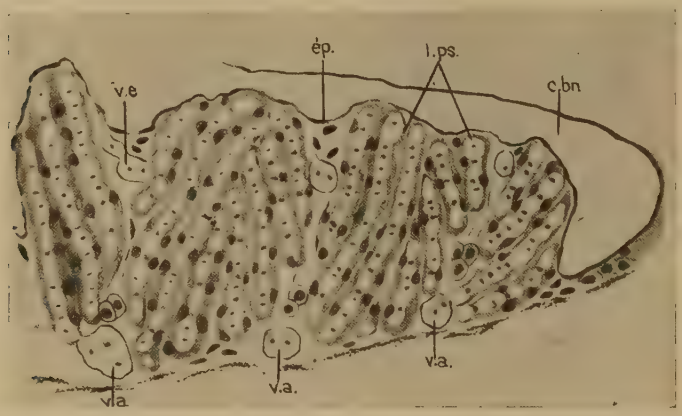

Fig. XL. — *Cyprinus carpio* de 15 millimètres. Plumules pseudobranchiales confluentes. *ép.* épithélium de surface; *l. ps.* lamelle pseudobranchiale; *v. a.* vaisseau afférent; *v. e.* vaisseau efférent; *c. bn.* cavité branchiale.

cavité épithéliale primitive (diverticule de la chambre branchiale) autour de laquelle la pseudobranchie s'est développée. Mais bientôt, toute trace de cette cavité s'efface, et on ne trouve plus chez l'adulte de traînée épithéliale pouvant faire reconnaître ses restes.

C'est encore cette réduplication qui explique comment prend naissance l'aspect conglobé ou lobulé de cet organe. En effet, les lames et les lamelles contraintes de pousser dans la profondeur, et par conséquent gênées dans leur développement par les tissus voisins, perdent la belle régularité des lames pseudobranchiales libres : elles se contournent plus ou moins sur elles-mêmes et cela se produit particulièrement au niveau des barbes qui se replieront en S plus ou moins allongées.

La séquestration de la pseudobranchie peut présenter des variantes suivant les conditions topographiques des parties en présence (*Esox*, *Cyprinus*), mais elle aboutit toujours au même résultat final, c'est-à-dire elle donne une pseudobranchie enfermée avec la disposition glandulaire et conglobée qui avait tant frappé **J. Müller**.

Chez *Cyprinus carpio*, la pseudobranchie de l'adulte est telle-

FIG. XLI. — Coupe transversale de *Cyprinus carpio* de 20 millimètres. Du côté droit la pseudobranchie est séquestrée.
ps. pseudobranchie; *ép. m. ph.* épaississement de la muqueuse du pharynx.

ment massive que la plicature ne peut se voir qu'après dissection, lorsqu'on est déjà instruit par l'étude du développement.

Un cas plus démonstratif de plicature nous est fourni par un autre Poisson de cette même famille des Cyprinidés, par *Tinca vulgaris*. Chez cette espèce, la muqueuse de la voûte du pharynx présente un épaississement comparable à la langue de carpe de *Cyprinus*, mais moins marqué et surtout moins étendu sur les côtés. De la sorte, seule la moitié médiale de la pseudobranchie se trouve séquestrée, tandis que sa moitié externe simplement couverte par l'épithélium, comme dans le cas de *Phoxinus*, est visible dans la cavité sous-operculaire. Par suite, la plicature est réalisée avec une évidence parfaite, parce que la partie repliée n'est pas appliquée aussi intime-

ment que chez *Cyprinus* contre le reste de l'organe. La poche épithéliale, en effet, qui disparaît entièrement chez *Cyprinus*, est ici en partie conservée. Elle se montre de part et d'autre du point de fermeture et s'étend à une certaine distance de ce dernier sous la forme d'un sac épithélial aplati dont l'épithélium a tout à fait la structure de celui de la cavité sous-operculaire, c'est-à-dire qu'il présente une stratificacion sur plusieurs rangs de cellules avec cellules à mucus disséminées çà et là.

Chez *Esox*, les plumules pseudobranchiales sont intriquées les unes dans les autres et la réduplication de la pseudobranchie est faite en deux parties de dimensions presque égales. C'est pour cette

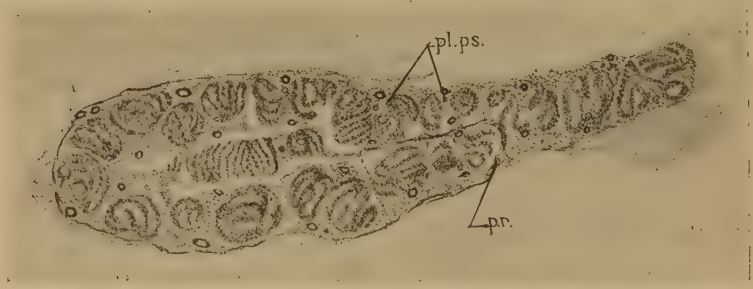

Fig. XLII. — Coupe transversale de la pseudobranchie droite de *Cyprinus carpio* adulte.

pl. ps. plumules pseudobranchiales avec leurs lamelles; *p. r.* partie repliée.

raison que **Maurer**, qui n'avait pas suivi les origines du processus chez des embryons suffisamment jeunes, n'avait pu croire que la pseudobranchie d'*Esox* fût une hémibranchie. C'est encore pour ce même motif que l'organe, au cours du développement, diminue de taille totale par rapport à la longueur du corps; **Maurer** avait noté ce fait, mais sans l'expliquer, puisqu'il n'avait pas vu la plicature.

La disposition glandulaire et conglobée s'observe à des degrés divers dans tous les cas où l'on a affaire à une pseudobranchie située dans la profondeur des tissus. C'est ce que nous avons signalé plus haut chez *Gadus minutus*, *Merlangus vulgaris*, *Exocoetus volitans*, où la pseudobranchie est épaisse, pourvue d'un hile et présente un aspect plus ou moins globuleux suivant que les lobules de l'organe sont plus ou moins reployés. **Vialli** (1926, A) fait observer que ces différences dans l'architecture anatomo-microscopique

rendent notre quatrième groupe assez peu homogène, mais il accepte cependant notre classification des pseudobranchies des Téléostéens en quatre types. Pour notre part, cette classification nous paraît légitime, et les nombreuses espèces, tant d'eau douce que marines que nous avons étudiées, ont toujours pu prendre place dans ce cadre.

De l'exposé qui précède, nous retiendrons deux faits importants : 1° toute pseudobranchie enfermée commence à un moment donné du développement par être une pseudobranchie libre; c'est ce que **Maurer** avait parfaitement observé chez *Esox*, et ce que nous avons décrit en détail dans notre premier mémoire chez *Cyprinus carpio*; 2° la notion de la séquestration du territoire pseudobranchial permet de bien comprendre comment, dans certaines espèces, la pseudobranchie arrive à être enfermée si profondément sous la muqueuse que, sans la dissection, on ne peut se rendre compte de sa présence.

***

LES VAISSEAUX DE LA PSEUDOBRANCHIE CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS ET CHEZ AMIA CALVA

La disposition des gros vaisseaux de la pseudobranchie des Téléostéens étudiée pour la première fois par **Hyrtl** (1838), puis par **J. Müller** (1839), a été l'objet de beaucoup de recherches ultérieures dont les principales sont dues à **Maurer** (1884) et surtout à **Phelps Allis** qui a étudié cette question avec un soin très grand et en donnant de nombreuses figures (1908 et 1912 A).

On peut décrire chez les Téléostéens, avec **J. Müller**, trois dispositions principales que l'on trouve représentées successivement chez *Gadus*, chez *Esox* et chez *Salmo*.

Chez *Gadus*, comme l'a figuré **J. Müller**, et comme cela se voit très bien dans le schéma d'**Allis** (Fig. XLIII), la pseudobranchie tire son sang de la portion ventrale de l'artère mandibulaire qui a perdu ses connexions avec le tronc artériel, mais qui est reliée à la première veine branchiale efférente, en relation elle-même avec les artères hypobranchiales à la face ventrale du pharynx. Cette artère mandibulaire arrive au niveau de la pseudobranchie et émet pour celle-ci une branche afférente qui, avant de pénétrer dans l'organe, reçoit

un rameau dorsal venu du cercle céphalique. On peut donc admettre avec **J. Müller** que chez *Gadus* le sang qui va à la pseudobranchie a une double origine, à la fois ventrale par les veines branchiales, et dorsale par un vaisseau venu du cercle céphalique. L'artère pseudobranchiale, au sortir de l'organe, se porte en avant et vers la ligne médiane et, par une anastomose transversale, s'unit à celle du côté opposé après avoir donné l'artère grande ophtalmique par laquelle elle se termine. Cette disposition montre d'une manière absolument

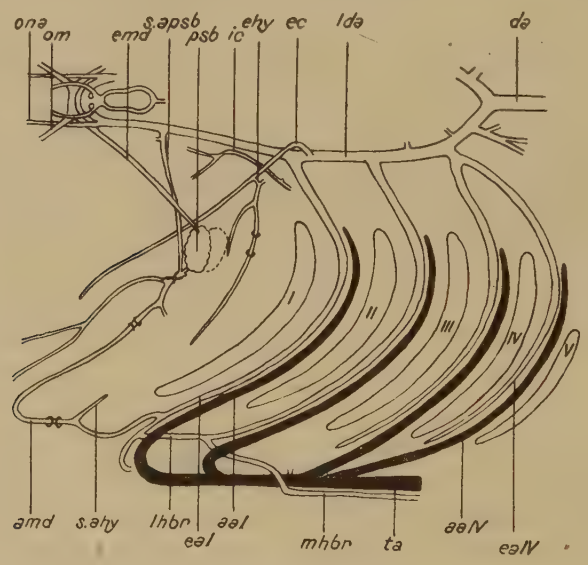

Fig. XLIII. — Rapports vasculaires de la pseudobranchie de *Gadus* (figure empruntée à Allis).

aa. I. II, etc., artère afférente des I, II, etc., arcs branchiaux; *amd.* artère afférente mandibulaire; *da.* aorte dorsale; *ea* I II. etc., artère efférente des I, II, etc., arcs branchiaux; *ec.* carotide externe; *ehy.* artère efférente hyoïdienne; *emd.* artère efférente mandibulaire; *ic.* carotide interne; *lda.* aorte dorsale latérale; *lhbr.* artère hypobranchiale latérale; *mhbr.* artère hypobranchiale médiane; *om.* artère grande ophtalmique; *ona.* artère orbito-nasale; *psb.* pseudobranchie; *s. ahy.* artère afférente hyoïdienne secondaire; *s. apsb.* artère afférente pseudobranchiale secondaire; *t. a.* tronc artériel.

frappante la règle générale qui paraît présider à la distribution vasculaire de l'organe en ce sens que le réseau vasculaire pseudobranchial est un circuit artériel interposé entre les deux premières veines branchiales droite et gauche et peut, par conséquent, recevoir le cas échéant une partie du sang de ces veines et diminuer par là la pression dans le cercle céphalique.

La disposition chez *Esox* paraît un peu différente en ce que

la pseudobranchie ne reçoit pas son sang de la partie ventrale des veines efférentes branchiales; les deux artères mandibulaire et hyoïdienne, issues de la première veine branchiale efférente, s'arrêtent bien avant d'arriver à la pseudobranchie et l'artère afférente pseudobranchiale vient uniquement du cercle céphalique (Fig. XLIV). Cette artère, en effet, part d'un tronc court, prenant naissance sur la partie antéro-latérale du cercle céphalique, qui se divise en deux branches : l'une qui se dirige en avant est l'artère

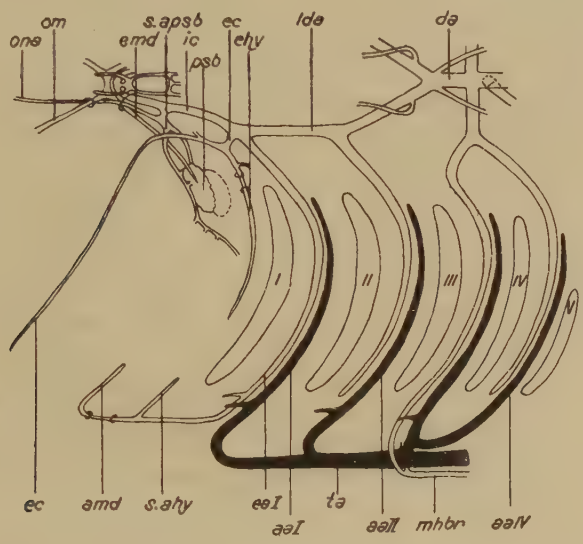

Fig. XLIV. — Rapports vasculaires de la pseudobranchie d'*Esox* (figure empruntée à Allis).
Même légende que figure XLIII.

orbito-nasale, l'autre tournée en bas est affectée à la pseudobranchie. Elle peut elle-même se diviser en deux vaisseaux : l'un qui pénètre dans l'extrémité dorsale de l'organe; l'autre qui suit son bord antéro-latéral fournit à la pseudobranchie un certain nombre de rameaux et se continue au delà de celle-ci pour se terminer bientôt dans les organes environnants. L'artère efférente pseudobranchiale se rend, comme elle le faisait déjà chez *Gadus*, dans l'anastomose transversale qui l'unit à celle de l'autre côté, puis elle donne l'artère grande ophtalmique. Quelque différente que paraisse à première vue la disposition d'*Esox* de celle de *Gadus*, elle peut cependant être assez

facilement ramenée à celle-ci. Tout se réduit, en effet, à cela que le sang de la pseudobranchie au lieu de venir de la portion ventrale de la première veine branchiale naît du cercle céphalique formé par la confluence des veines branchiales des deux côtés. Au point de vue physiologique, la circulation pseudobranchiale se trouve exactement dans le même cas que celle de *Gadus*, elle forme un circuit rattaché au cercle céphalique et capable d'emmagasiner dans le riche réseau capillaire de la pseudobranchie une partie du sang de ce dernier.

Chez *Salmo*, se rencontre la troisième disposition décrite par **J. Müller**. La pseudobranchie est placée sur le trajet de l'artère hyoïdienne secondaire qui vient de la veine efférente du premier arc par un trajet ventral. Le vaisseau efférent de la pseudobranchie se porte en avant et en haut et va s'unir à son similaire par l'anastomose transverse signalée dans les deux cas précédents après avoir donné l'artère grande ophtalmique. Cette distribution vasculaire qui paraît à première vue différente des deux qui viennent d'être décrites, l'est beaucoup moins si l'on regarde les choses d'un peu près. Alors que, chez *Gadus*, la vascularisation pseudobranchiale se fait par une double voie dorsale et ventrale, chez *Esox* par une simple voie dorsale, elle se fait chez *Salmo* par une simple voie ventrale. Le rameau afférent venant du cercle céphalique manque et l'artère pseudobranchiale afférente est entièrement fournie par un vaisseau ventral. C'est cette disposition de *Salmo* que nous avons trouvée dans le genre *Cyprinus* spécialement étudié par nous et que nous avons représentée dans la Figure schématique XLV.

Les connexions générales de l'artère pseudobranchiale afférente avec les artères hyoïdienne et mandibulaire, qui au début du développement communiquent directement avec le tronc artériel porteur du sang veineux, font comprendre qu'à un moment donné la pseudobranchie des Téléostéens peut jouer un certain rôle respiratoire. C'est ce que **Grassi** (1914) a montré dans la probranchie des larves de Murénoïdes. Au point où finit rostralement le tronc artériel, on voit se détacher trois rameaux : 1° un rameau caudal qui va au premier arc (artère branchiale afférente I); 2° un latéral plus gros que les deux autres (artère hyo-operculaire des anciens auteurs ou artère hyoïdienne de **Dohrn** et de **Maurer** ou artère hyoïdienne afférente de **Grassi**) qui va à la probranchie; 3° un ros-

tral (artère hyoïdienne des anciens auteurs ou artère thyréo-spiraculaire de **Dohrn**, ou artère hyo-mandibulaire de **Maurer** ou artère mandibulaire afférente de **Grassi**). Ce vaisseau rostral, après un certain trajet, émet un rameau secondaire qui, par une anastomose, se joint au vaisseau branchial efférent du premier arc (c'est cette anastomose qualifiée par les auteurs de prolongement ventral

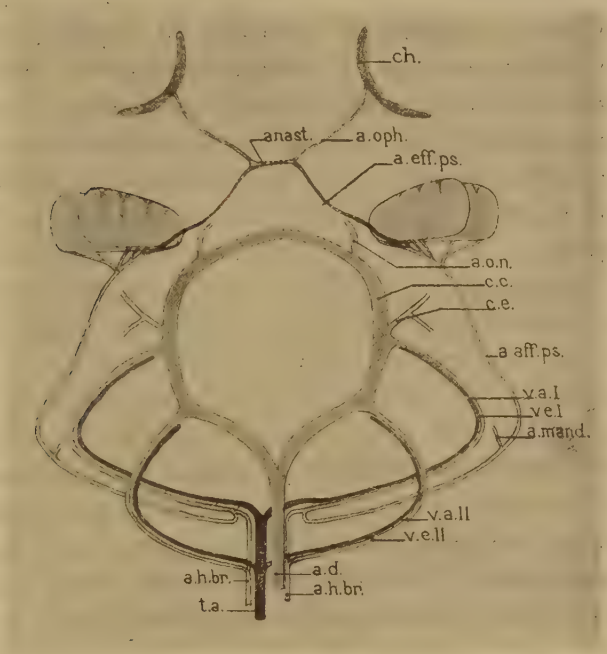

Fig. XLV. — Rapports vasculaires de la pseudobranchie de *Cyprinus*.

t. a. tronc artériel; *a. hbr.* artères hypo-branchiales; *a. d.* aorte dorsale; *v. a. I. II.* vaisseau afférent des I. II arcs branchiaux; *v. e. I. II.* vaisseau efférent des I. II. arcs branchiaux; *a. aff. ps.* artère pseudobranchiale afférente; *a. mand.* artère mandibulaire; *c. c.* cercle céphalique; *c. e.* carotide externe; *a. o. n.* artère orbito-nasale; *a. eff. ps.* artère pseudobranchiale efférente; *anast.* anastomose transversale; *a. oph.* artère grande ophtalmique; *ch.* glande choroïdienne.

de la première veine branchiale qui représente peut-être morphologiquement, dit **Grassi**, le vaisseau mandibulaire efférent). L'artère mandibulaire afférente va se jeter plus loin dans l'artère hyoïdienne afférente beaucoup plus volumineuse qu'elle et le vaisseau ainsi formé est le vaisseau afférent de la probranchie qui reçoit donc du sang des deux arcs mandibulaire et hyoïdien. L'artère efférente de la probranchie donne l'artère grande ophtalmique, puis s'anas-

tomose avec la carotide postérieure et fait ainsi partie du cercle céphalique. Le prolongement rostro-dorsal de la carotide postérieure se recourbe et donne deux rameaux : l'artère centrale de la rétine (de **Dohrn**) et la carotide interne d'où partent les vaisseaux de l'encéphale. Les figures 16, 17 et 18 de la planche I de **Grassi** font bien comprendre les rapports vasculaires de l'organe.

La probranchie reçoit donc surtout du sang veineux par les deux premiers arcs en rapport avec l'aorte ventrale et une moins grande quantité de sang artériel par l'anastomose avec le vaisseau efférent du premier arc. La probranchie fonctionne par conséquent à ce stade larvaire comme un organe respiratoire et cela à un moment où les branchies sont dans un état de développement beaucoup moins avancé qu'elle, et où les quelques lamelles branchiales vraies alors formées sont, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, pourvues d'épaisses cellules acidophiles. « La probranchie, organe d'hématose, donne donc, comme le dit **Grassi**, à la tête et en particulier aux yeux et à l'encéphale, du sang en meilleures conditions que celui qui va au reste du corps. Ce fait, ajoute-t-il, est de grande importance et montre que la séparation parfaite du sang artériel et du sang veineux que nous rencontrons chez les Sélaciens et les Téléostéens adultes ne doit pas représenter la condition primitive. » La chose est bien connue chez les Sélaciens; on sait depuis longtemps, en effet, que, au début du développement, l'arc mandibulaire est comme les autres arcs en relation avec l'aorte ventrale et que la branchie de l'évent, qui est à ce moment un organe respiratoire, reçoit cependant du sang mixte puisque, par une commissure venant de la veine hyoïdienne et que l'on voit très bien dans les dessins de **Dohrn** chez l'embryon de *Pristiurus* (1886, fig. 3 et 3*a* de sa Pl. II), il lui parvient aussi du sang artérialisé. Mais chez les Téléostéens, pareil fait n'avait jamais été observé. Le travail de **Grassi**, paru en 1914, a montré que l'on trouve chez les larves de Murénoïdes, par conséquent dans un groupe de Téléostéens, une disposition tout à fait comparable à celle de l'embryon des Sélaciens. La probranchie des larves des Murénoïdes (par exemple de *Conger*, d'*Anguilla*), reçoit comme la branchie de l'évent de l'embryon des Sélaciens (*Pristiurus*) du sang mixte, et est un organe respiratoire.

Il ne faut d'ailleurs pas attribuer une importance très grande

à la discussion de la nature du sang qui chez l'embryon traverse l'appareil branchial. Il est bien évident, en effet, que chez des êtres aussi délicats, de dimensions aussi restreintes, l'hématose ne peut pas être limitée à l'appareil branchial et doit se faire partout où les vaisseaux sont situés près de la surface. On connaît d'ailleurs, chez certains embryons de Téléostéens, des dispositions qui doivent faciliter l'hématose en dehors du système branchial. Tels sont les larges sinus étalés à la face antérieure du sac vitellin chez *Carassius auratus* que **Wintrebert** (1908) a montré être la première forme des canaux de Cuvier et du sinus veineux chez ces Poissons.

Grassi, en terminant son travail, déclare que le cas des Murénoïdes ne doit pas être une exception et que l'étude d'autres larves de Téléostéens révélera des faits du même genre. Son hypothèse s'est trouvée très justement vérifiée par un travail de **Berrill**, paru en 1925, sur la pseudobranchie de la larve de la Sole et de la Plie.

Berrill, qui ne parle pas d'ailleurs des recherches de **Grassi** qu'il devait ignorer, a montré en effet que, chez la larve de la Sole, la pseudobranchie qui est située en dedans de l'hyo-mandibulaire, en position beaucoup plus reculée par conséquent que chez les Sélaciens, est un organe respiratoire; elle reçoit en effet, du sang mixte venant de trois sources, deux parties veineuses et une artérielle (Fig. XLVI). Son vaisseau afférent est formé par les deux premiers arcs qui naissent de l'aorte ventrale et qui se fusionnent dorsalement à l'épihyal en un tronc commun qui contourne l'hyo-mandibulaire et va à la pseudobranchie. Le plus cranial de ces deux arcs reçoit par une anastomose ventrale du sang artériel au niveau de la première branchie. On voit que cette disposition vasculaire — malgré les différences de nomenclature adoptée par ces deux auteurs — se superpose tout à fait à celle décrite par **Grass** chez les larves de Murénoïdes. Cette similitude se voit très nettement par la comparaison de la figure 13 de **Berrill** et des figures 16 et 18 de **Grassi**.

Il s'agit là, à n'en pas douter, d'une disposition vasculaire initiale commune à tous les Téléostéens, mais dont la durée doit être des plus variables suivant les espèces. Chez les Murénoïdes aussi bien

que chez la Sole (**Biétrix et Fabre-Domergue**, 1905), où la phase larvaire persiste assez longtemps, cette disposition se présente avec son maximum de netteté. Elle doit être, par contre, tout à fait éphémère et difficile à observer dans la majorité des cas.

Cette fonction respiratoire de la pseudobranchie chez la larve des Téléostéens se comprend d'autant mieux que, au moment où la pseudobranchie est encore en rapport plus ou moins direct avec le tronc artériel, ses lamelles sont libres et saillantes et que de plus,

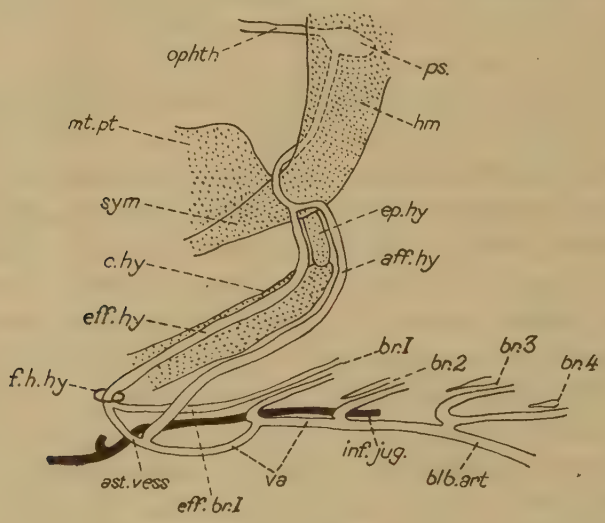

Fig. XLVI. — Rapports vasculaires de la pseudobranchie chez la larve de la Sole (d'après Berrill).

aff. hy. artère afférente hyoïdienne; *ast. vess.* anastomose; *bld. art.* bulbe artériel; *br. I. br. IV. I. IV* arcs branchiaux; *c. hy.* cartilage ceratohyal; *eff. br. I.* artère efférente branchiale; *eff. hy.* artère efférente hyoïdienne (arc mandibulaire); *ép. hy.* cartilage épihyal; *f. h. hy.* foramen hypohyal; *hm.* hyomandibulaire; *inf. jug.* veine jugulaire inférieure; *mt. pt.* cartilage métaptérygoïde; *opht.* artère grande ophtalmique; *ps.* pseudobranchie; *sym.* cartilage symplectique; *v. a.* aorte ventrale.

les cellules acidophiles étant encore peu développées ou même absentes, la lamelle vasculaire est très voisine de la surface et par conséquent bien placée pour les échanges respiratoires.

Grassi au cours de son exposé sur la probranchie fait une remarque intéressante que nous devons mentionner ici. La probranchie de la larve des Murénoïdes n'est pas pourvue de sang simplement par le premier arc vasculaire (comme **Dohrn** et **Maurer** l'ont vu dans de nombreuses espèces); elle en reçoit aussi et d'une manière

prépondérante du second arc. Aussi, **Grassi** considère-t-il la probranchie comme une branchie hyoïdienne, mais il fait observer que les recherches de **Maurer** et de **Goette**, bien plus étendues que celles de **Dohrn**, permettent de comprendre que l'intervention de l'arc hyoïdien est l'expression d'un *phénomène secondaire*. **Hochstetter** (1901 à 1093) mentionne que lorsque le second arc aortique (arc hyoïdien) est développé, en particulier chez les Sélaciens et les Ganoïdes, il se jette dans la portion carotidienne de la racine dorsale de l'aorte. Chez les Téléostéens (*Trutta*, *Esox*), il prend naissance au niveau de son anastomose avec le premier arc (arc mandibulaire) immédiatement en avant du point où celui-ci entre dans la pseudobranchie. On peut donc comprendre comment par suite de *dispositions secondaires*, la pseudobranchie, tout en étant la branchie du premier arc, peut recevoir son sang chez l'adulte de l'artère hyoïdienne, aussi bien que de l'artère mandibulaire. La disposition embryonnaire typique disparaît de très bonne heure chez les Téléostéens et les modifications résultant de l'accroissement de certaines parties ou au contraire de l'oblitération et de la disparition de certaines autres, sont telles qu'il est difficile chez l'adulte de savoir ce qui dérive exactement de chacun des deux premiers arcs.

Les connexions générales de l'artère pseudobranchiale efférente méritent d'être envisagées successivement chez la larve et chez l'adulte en raison des différences qu'elles présentent. Dans la description donnée plus haut d'après **Grassi**, des rapports vasculaires de la probranchie chez la larve des Murénoïdes, on a pu observer que le vaisseau efférent au sortir de l'organe donne l'artère grande ophtalmique, puis s'anastomose avec la carotide postérieure en se jetant dans le cercle céphalique. C'est qu'en effet chez la larve des Téléostéens, ainsi que l'avaient déjà indiqué **Dohrn**, **Hochstetter** et **Phelps Allis**, les vaisseaux efférents droit et gauche de la pseudobranchie, après avoir donné l'artère grande ophtalmique, s'unissent bien l'un à l'autre par une anastomose transversale en formant un cercle plus cranial que le cercle céphalique, mais cette anastomose transversale est reliée au cercle céphalique par un court vaisseau longitudinal. C'est la disposition que l'on trouve chez les Sélaciens. Les deux cercles peuvent être plus ou

moins rapprochés l'un de l'autre et même en partie fusionnés en un seul. Ce dernier cas, qui est celui des larves de Murénoïdes, se voit aussi chez certains Sélaciens. Chez les Téléostéens adultes, cette union du cercle efférent pseudobranchial avec le cercle céphalique, par l'intermédiaire d'une anastomose plus ou moins courte, a disparu. Les artères pseudobranchiales droite et gauche font alors un circuit placé au-dessous et en avant du cercle céphalique. A ce circuit, s'ajoute, comme organe complétant encore ce rôle de réservoir possible, la grande artère ophtalmique, avec le glomérule énorme formé chez tant de Poissons par la *glande choroïdienne*. Cette glande est évidemment, pour le circuit pseudobranchial, un nouveau moyen de dérivation du sang dont l'effet peut être considérable. Le fait que la glande choroïdienne n'existe pas chez tous les Téléostéens n'est pas contradictoire avec cette manière de voir, car **Tretjakoff** a montré (1926) que, chez tous les Poissons, il existait des sinus veineux intra-orbitaires qui peuvent remplir, en partie au moins, le rôle de cette glande dans le cas où celle-ci fait défaut.

Vaisseaux de la pseudobranchie d'Amia. — De même que nous avons décrit la pseudobranchie d'*Amia* avec celle des Téléostéens, nous ajouterons à la description des gros vaisseaux de la pseudobranchie de ces derniers, celle des vaisseaux correspondants de ce Ganoïde. Rappelons qu'il n'existe pas chez *Amia* d'hémibranchie hyoïdienne et que par cela, comme par la structure de sa pseudobranchie, cet être se rapproche beaucoup des Téléostéens. Son artère pseudobranchiale afférente naît dorsalement de la carotide commune (partie postéro-latérale du cercle céphalique), tout près de l'embouchure dans celle-ci de la première veine branchiale efférente. De son tronc, se détachent de nombreuses branches accessoires qui se rendent au museau, à la région mandibulaire et à la région hyoïdienne et sur le détail desquelles nous n'insisterons pas. Son artère pseudobranchiale efférente donne d'abord l'artère grande ophtalmique, puis se continue en dedans pour se jeter directement dans le cercle céphalique. De la sorte, le réseau vasculaire de la pseudobranchie apporte dans la circulation céphalique un nouveau territoire dans lequel la pression du sang est forcément diminuée, à cause du réseau capillaire qu'il a à traverser, la pres-

sion à l'origine de l'artère pseudobranchiale efférente lorsqu'elle abandonne cet organe étant plus faible que celle du cercle céphalique auquel elle se rend.

***

INNERVATION DE LA PSEUDOBRANCHIE DES TÉLÉOSTÉENS

La pseudobranchie des Téléostéens est innervée par une branche désignée par **Cuvier**, dans sa première édition, sous le nom de branche operculaire du trijumeau. Cette nomenclature conservée par **J. Müller** est encore employée par **Vialli**. Mais dans la deuxième édition de l'Anatomie comparée, les auteurs du tome III (Système nerveux et organes des sens, **F. Cuvier** et **Laurillard**, 1845) rattachent cette branche au nerf facial et expliquent la première dénomination par l'extrême rapprochement du trijumeau du nerf auditif et du nerf vague à leur origine chez les Téléostéens, rapprochement qui avait facilité la confusion.

C'est, en effet, le facial qui est le nerf de la première fente branchiale et qui fournit, par sa portion prétrématique, un rameau à la branchie de cette fente, c'est-à-dire à la pseudobranchie. Ce rameau naît du facial avant le départ des filets musculaires.

Vialli (1926 A) a fait récemment l'étude de la fine innervation de l'organe chez le Brochet et la Carpe à miroir par la méthode de Cajal et par la méthode de Golgi. Il a notamment étudié la disposition des filets nerveux et leur terminaison au niveau du tissu conjonctif, au niveau de l'épithélium, au niveau des vaisseaux et en donne deux figures. On met, dit-il, facilement en évidence dans le connectif périplumulaire un réseau nerveux disposé par endroits en faisceaux vrais et propres ayant le caractère de plexus. Ses fibres sont sinueuses et variqueuses. Les terminaisons nerveuses, au niveau de l'épithélium, s'imprègnent moins facilement; on peut en certains points, voir les terminaisons entourer chaque cellule d'une espèce de réseau (panier péricellulaire). L'innervation se montre abondante, ce qui est en rapport avec la valeur fonctionnelle que doit avoir l'organe. L'innervation des vaisseaux est très riche et montre comme

celle décrite dans l'intestin des Poissons par **R. Monti**, et dans la branchie par **M. Manfredi** et chez les Petromyzontes par **Fusari**, des filets nerveux qui se terminent de deux façons soit librement, soit par de petits renflements arrondis.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

La pseudobranchie des Poissons est une hémibranchie développée dans le territoire de la première poche branchiale ou évent et, comme ce dernier est beaucoup moins étendu qu'une fente branchiale ordinaire, l'hémibranchie pseudobranchiale est aussi d'une taille réduite. Placée chez l'embryon sur le trajet du sang veineux et par conséquent capable de servir à la respiration, la pseudobranchie est à l'état adulte située sur un système porte bipolaire artériel et ne sert donc plus à l'hématose. Aussi, son nom doit lui être conservé bien que **Broussonet**, qui ignorait ses connexions vasculaires, ait créé le mot de pseudobranchie en raison de ses dimensions réduites par rapport aux autres branchies.

Chez les Sélaciens, la pseudobranchie se montre manifestement comme la branchie de la première poche puisqu'elle est logée à l'intérieur du canal de l'évent, sur sa face antérieure, au voisinage de son orifice externe. Elle est composée d'un certain nombre de lames ou plumules, parallèles entre elles, toujours de grande épaisseur et portant très peu de lamelles ou barbes. Les pseudobranchies d'*Heptanchus*, *Hexanchus*, *Raja* à plumules pourvues de nombreuses lamelles sont des cas exceptionnels, mais même alors l'intérêt de l'organe réside dans le corps des lames bien plus que dans les lamelles. Celles-ci, en effet, sont généralement courtes et épaisses et sont constituées simplement d'une lamelle vasculaire à pilastres revêtue par l'épithélium de surface non aminci. Elles ne possèdent pas de cellules pseudobranchiales acidophiles comme celles des Téléostéens (**Vialli**). L'étude histologique montre que le corps des lames est occupé par une *formation caverneuse* développée sur le cours du vaisseau afférent et constituée par des travées de tissu conjonctif jeune, non revêtues d'endothélium et dont les cellules en voie de multiplication constante tombent dans la lumière du vaisseau.

C'est donc un organe d'*hématopoièse* dont la fonction est favorisée sans doute par le ralentissement obligatoire du sang dans le système caverneux. A la faveur de ce ralentissement, se produisent aussi des phénomènes d'*hématolyse* qui se manifestent par la présence de nombreux globules rouges en voie de destruction. L'organe reçoit du sang artériel de l'hémibranchie hyoïdienne par une anastomose transverse qui, partant du milieu de la veine branchiale hyoïdienne, rejoint le vaisseau afférent de la pseudobranchie formé par la partie dorsale du premier arc aortique, conservée après la séparation de cet arc d'avec le tronc artériel. L'artère pseudobranchiale efférente donne du sang à l'œil par la grande artère ophtalmique, continue son trajet et s'unit à celle du côté opposé, formant une anastomose transversale qui entre en rapport d'une manière variable avec le cercle céphalique.

Chez les Ganoïdes, il existe de grandes différences suivant les espèces en raison des variations même que présente le canal de l'évent et qui retentissent sur la disposition de la pseudobranchie. C'est pourquoi l'étude de ces Poissons offre un intérêt considérable et permet en même temps de comprendre comment on peut passer de la disposition primitive des Sélaciens à celle plus compliquée des Téléostéens.

Acipenser offre la disposition la plus voisine de celle des Sélaciens. Il possède un canal spiraculaire ouvert à ses deux extrémités et présentant, dans sa partie profonde au voisinage de son orifice pharyngien, une pseudobranchie dont les pointes sont tournées en dedans et en haut. Cet organe, qui a tout à fait l'aspect d'une branchie en miniature, est formé d'une douzaine de plumules portant de nombreuses lamelles. Ces lamelles de grande taille, pourvues d'un réseau capillaire à pilastres, ne possèdent pas plus que celles des Sélaciens de cellules acidophiles caractéristiques de la pseudobranchie des Téléostéens mais montrent, inclus dans la superficie de la lamelle vasculaire, des noyaux qui représentent, croyons-nous, les noyaux de cellules acidophiles non développées. En dehors d'eux, on rencontre deux rangées de noyaux répondant, la superficielle à l'épithélium de surface, la profonde à la couche sous-épithéliale des lamelles branchiales.

Polyodon possède également un canal spiraculaire ouvert à ses deux extrémités et dans la partie juxta-pharyngienne duquel est cachée une petite pseudobranchie. Cet organe est formé d'une quinzaine de plumules portant de courtes lamelles dépourvues de cellules acidophiles, mais montrant le réseau vasculaire à pilastres et un revêtement externe de cellules plates disposées sur un seul rang.

Chez *Lepidosteus*, le canal spiraculaire n'offre pas d'orifice externe. Il est largement ouvert chez l'embryon dans la cavité pharyngienne et se continue sur le toit de cette dernière par un sillon dirigé en arrière vers les arcs branchiaux. La pseudobranchie commence à se former au niveau de cet orifice pharyngien, mais comme elle ne peut, pas plus que des lamelles branchiales, se développer dans la cavité du pharynx, elle abandonne l'évent et émigre par la fente hyo-branchiale dans la cavité sous-operculaire. Ainsi, la pseudobranchie, qui était annexée primitivement au canal spiraculaire, se trouve rejetée dans la cavité sous-operculaire et vient se placer dans l'extrémité craniale de celle-ci où elle prend un grand développement. Cette translation de la pseudobranchie, du conduit de l'évent à la cavité sous-operculaire, nous amène directement à la disposition qui existe toujours chez tous les Téléostéens et c'est pourquoi la connaissance de *Lepidosteus* et de sa pseudobranchie est si importante.

La pseudobranchie d'*Amia* est encore contenue dans le canal spiraculaire persistant. Ce canal, de forme cylindrique, et un peu renflé vers son orifice pharyngien, est sans communication avec l'extérieur. Dans sa portion renflée, se trouve une pseudobranchie qui, ne pouvant se développer en saillie à cause de la brièveté relative de la lumière, se creuse en forme de coupe rattachée par un pédicule plus ou moins étroit au canal spiraculaire. Cette disposition est à rapprocher de celle des pseudobranchies enfermées des Téléostéens. Le cas d'*Amia* nous fournit un exemple frappant de l'union originelle de la pseudobranchie avec l'évent et de sa tendance à prendre place dans le canal de celui-ci, pourvu que ce canal offre une surface suffisante pour le développement de cette pseudobranchie, celle-ci dût-elle se reployer sur elle-même pour atteindre ses dimensions normales. La pseudobranchie de l'évent

d'*Amia* présente une structure histologique qui n'existe ni chez les Sélaciens, ni chez les autres Ganoïdes. Chez tous ces animaux, en effet, la pseudobranchie est constituée de plumules et de lamelles ressemblant grossièrement à celles des branchies vraies, mais ne renfermant jamais de cellules du type acidophile comme celles des Téléostéens. Ces cellules se rencontrent, au contraire, dans la pseudobranchie d'*Amia* qui est sous ce rapport tout à fait téléostéenne.

Les rapports vasculaires de la pseudobranchie chez ces différents Ganoïdes, offrent de l'intérêt en raison des connexions variables de l'artère pseudobranchiale afférente, par suite de la présence ou de l'absence de l'hémibranchie hyoïdienne. Chez *Acipenser* et *Lepidosteus*, où cette dernière existe, la pseudobranchie reçoit son sang, d'une part de la veine hémibranchiale hyoïdienne comme chez les Sélaciens et d'autre part d'un rameau venu du vaisseau efférent du premier arc respiratoire vrai comme chez les Téléostéens. Chez *Polyodon* et chez *Amia*, où il n'existe pas d'hémibranchie hyoïdienne, le sang de la pseudobranchie vient uniquement, directement ou non, du vaisseau efférent du premier arc. Chez tous d'ailleurs, l'artère pseudobranchiale efférente donne un vaisseau pour l'œil (artère grande ophtalmique) puis entre en relation avec le cercle céphalique. Les connexions de l'artère pseudobranchiale efférente avec le cercle céphalique existent donc chez les Ganoïdes comme chez les Sélaciens.

Dans ces deux groupes, la vascularisation de la pseudobranchie peut être considérée comme foncièrement semblable à celle des branchies, sauf que dans certains cas (Sélaciens surtout, *Acipenser*, *Polyodon*, *Lepidosteus* à un moindre degré), il se développe sur l'artère afférente, à son entrée dans l'organe pseudobranchial, un réseau caverneux plus ou moins puissant compensant en quelque sorte par son importance la faible étendue du réseau vasculaire résultant du petit nombre des lamelles.

Dans le groupe des Dipneustes, seul le genre *Ceratodus* possède une pseudobranchie. Celle-ci est située sur la face interne de l'opercule dans la portion antérieure de la cavité sous-operculaire et est constituée par une trentaine de plumules portant de nombreuses lamelles. Ces dernières présentent à leur centre un réseau capillaire

à pilastres et ne possèdent pas de cellules acidophiles. Elles montrent seulement un revêtement de cellules plates. L'organe reçoit du sang artériel de la première branchie respiratoire et son artère efférente, comme chez les Sélaciens et les Ganoïdes, communique avec le cercle céphalique. Comme chez *Acipenser*, *Polyodon* et *Lepidosteus*, on voit, que, à la base de chaque plumule, le vaisseau afférent présente des expansions caverneuses rappelant, avec un développement moindre, la formation caverneuse des lames de la branchie de l'évent des Sélaciens.

A partir des Téléostéens, on voit la pseudobranchie se développer dans un territoire correspondant à l'orifice pharyngien de la première poche, puis, à cause du manque de place et parce que jamais des lamelles branchiales ne peuvent se développer dans la cavité pharyngienne, on la voit passer peu à peu par la fente hyobranchiale dans la portion craniale de la cavité sous-operculaire. Nos recherches, étendues depuis notre premier mémoire (1923, A) à un grand nombre de Téléostéens, nous permettent de maintenir la classification que nous avions proposée alors des différentes formes de pseudobranchies. Il est bien entendu que cette classification n'a aucune signification systématique, mais qu'elle prétend représenter exactement les divers états de constitution et de structure que l'on peut observer dans la pseudobranchie des Téléostéens. L'état où les rapports de l'organe avec l'épithélium de surface se montrent le plus étroits est celui du type *Trachinus*, où toutes les barbes de chaque plumule sont individuellement recouvertes par cet épithélium comme dans la branchie (*type I*). Un état intermédiaire est celui de *Chrysophrys* où chaque plumule est recouverte par l'épithélium de surface sans que celui-ci s'enfonce entre chaque barbe (*type II*). Les feuillets de l'organe sont, dans ces deux cas, saillants et espacés. Puis, vient l'état représenté par *Phoxinus* où les plumules sont enfoncées au-dessous de l'épithélium qui, sous forme d'un voile mince, revêt alors l'ensemble de l'organe (*type III*). Enfin, des cas comme ceux de *Gadus*, *Cyprinus* montrent la pseudobranchie séparée de l'épithélium de surface, soit par une couche abondante de chorion, soit par une épaisseur considérable de tissu dont la formation résulte de l'écartement de la pseudobranchie d'avec la

surface générale et de sa séquestration dans la profondeur (*type IV*). Mais, quelles que soient la forme extérieure et la situation topographique de la pseudobranchie, qu'elle soit absolument libre (*Trachinus*) ou enfermée (*Cyprinus*), elle présente chez les Téléostéens une structure histologique identique. Elle est constituée de plumules branchiales portant des barbes formées d'une lamelle vasculaire centrale à pilastres, revêtue sur ses deux faces d'éléments de grande dimension, les *cellules pseudobranchiales* ou *acidophiles*. La série d'étapes qui, dans les quatre types plus haut indiqués, éloigne de plus en plus cette cellule de l'épithélium de surface, montre que, dans ce mouvement, la pseudobranchie perd la ressemblance macroscopique qu'elle avait à son origine avec de simples plumules branchiales pour prendre les caractères d'une *glande vasculaire sanguine* sans rapports immédiats avec la surface et plongée au sein du milieu intérieur.

La translation de la pseudobranchie en dehors de son territoire originel (le spiracle), et la possibilité pour elle de prendre après cette translation un développement assez étendu, peut être rapprochée de la formation des branchies accessoires qui prennent parfois une grande extension en surface. Ces branchies accessoires occupent des diverticules variés de la cavité branchiale et possèdent, ainsi que l'a montré **Rauther** dans son beau travail, des lamelles vasculaires à pilastres. Nous ne voulons pas établir par là un rapprochement entre pseudobranchie et branchies accessoires. **J. Müller** a déjà indiqué que c'était là une confusion à éviter, mais l'exemple des branchies accessoires peut contribuer à expliquer le déplacement et le développement assez considérable des pseudobranchies de certains Acanthoptérygiens en montrant qu'en somme des formations vasculaires, analogues à celles qui les caractérisent, peuvent apparaître dans divers points de la cavité branchiale et y prendre une grande étendue.

La constitution histologique de la pseudobranchie des Téléostéens est éclairée par celle de cet organe chez *Acipenser sturio* où la présence de noyaux tangentiels dans la lamelle vasculaire et de deux couches de noyaux superposés en dehors de cette lamelle nous paraît donner le type initial d'où l'on peut faire dériver à la fois les lamelles branchiales et les lamelles pseudobranchiales

de modalités diverses. Les noyaux tangentiels de la lamelle vasculaire peuvent en effet être considérés comme l'ébauche de la couche acidophile de la pseudobranchie des Téléostéens. L'assise profonde des noyaux superficiels représenterait dans les lamelles branchiales la « membrane sous-épithéliale » décrite par différents auteurs, et, dans les lamelles pseudobranchiales des Téléostéens, la mince couche cellulaire qui sépare l'épithélium pseudobranchial de l'épithélium de surface. Ces formations peuvent présenter chacune un développement particulier suivant les cas. La lame acidophile manque d'habitude aux lamelles branchiales vraies, aussi bien qu'aux lamelles pseudobranchiales des Sélaciens, des Ganoïdes et de certains Téléostéens (larves de Murénoïdes; *Ophidium*, *Fierasfer* adultes, d'après **Vialli**); toutefois elle peut se développer sporadiquement çà et là dans quelques territoires limités de l'appareil branchial (branchies des Lophobranches et des Leptocéphales). La lame sous-épithéliale est très aisément visible dans les lamelles pseudobranchiales de types divers (*Trachinus*, *Chrysophrys*, *Phoxinus*) et on la retrouve jusque autour des lamelles de la pseudobranchie enfermée de *Cyprinus*. Elle est intimement réunie dans les branchies vraies avec l'épithélium de surface et ce dernier, doublé par elle, s'accole très étroitement à la lamelle vasculaire. Dans la pseudobranchie, au contraire, même dans le cas de *Trachinus* où la forme extérieure de cet organe se rapproche le plus de celle d'une branchie, cet épithélium de surface est toujours séparé du capillaire à pilastres à la fois par la couche acidophile et par la lame cellulaire externe ou lame sous-épithéliale.

Comme nous l'ont montré nos recherches embryologiques, ces différentes formations, à savoir l'assise de cellules acidophiles de la pseudobranchie, la lame sous-épithéliale de la branchie et celle de la pseudobranchie, dérivent, les unes et les autres, des lamelles vasculaires représentées initialement dans les deux cas par une *ébauche syncytiale mésenchymateuse* qui donnera aussi la cavité vasculaire à pilastres et son contenu. Ce sont donc des *formations conjonctives très particulières*.

De toutes ces formations, la *cellule pseudobranchiale* ou *acidophile* nous paraît la plus curieuse, non seulement par son origine conjonctive, mais encore par sa structure d'élément glandulaire.

Cellule de grande taille, disposée en assise épithéliale très régulière, de part et d'autre du capillaire sanguin à pilastres, elle montre un cytoplasme contenant en quantité variable des granulations de substance éosinophile. Son chondriome, constitué non seulement de chondriosomes, mais encore d'épais bâtonnets basaux, nous paraît très particulier. Son appareil de Golgi, enfin, peu étendu, semble faire admettre l'idée qu'au niveau de cet élément, les échanges doivent être lents.

Bien qu'issues du mésenchyme, les cellules pseudobranchiales donnent donc à la pseudobranchie des Téléostéens la valeur d'une glande endocrine à structure épithéliale.

Les *rapports vasculaires de la pseudobranchie* dans les divers groupes de Poissons peuvent être assez différents suivant les espèces, mais cette variabilité s'explique aisément. On sait, en effet, que les vaisseaux définitifs succèdent à un réseau vasculaire auquel ils peuvent, suivant les cas, emprunter pour se constituer des parties assez différentes, de sorte que des portions de tronc correspondants peuvent provenir de segments différents du réseau primitif. C'est ce qui se passe dans la portion ventrale des deux premiers arcs aortiques où certaines parties de ces arcs persisteront ou disparaîtront suivant la constitution définitive de l'appareil branchio-mandibulaire. Au début, ces deux arcs sont continus avec l'aorte ventrale; la branchie de l'évent reçoit donc à ce moment par cette source une portion de sang veineux et sert à l'hématose. Cette disposition, qui est particulièrement nette chez les Sélaciens, existe aussi à la phase larvaire chez les Téléostéens comme l'ont montré **Grassi** chez les Murénoïdes et **Berrill** chez la Sole et la Plie. Mais cette distribution vasculaire est tout à fait temporaire.

La disposition des vaisseaux de la pseudobranchie répond toujours, chez l'adulte, à cette règle générale de former un circuit uniquement artériel de dérivation annexé au cercle céphalique, ainsi que nous l'avons indiqué dans un travail antérieur. Ces vaisseaux peuvent présenter les deux dispositions principales suivantes : 1° chez les Sélaciens, les Ganoïdes et chez *Ceratodus*, il y a de chaque côté, droit et gauche, un circuit latéral formé entre la carotide commune et la portion médiane craniale du cercle céphalique.

La pseudobranchie est placée sur la portion moyenne de chacun de ces circuits; 2° chez les Téléostéens, il n'y a plus deux circuits latéraux, un droit et l'autre gauche établis en somme entre la partie craniale et la partie caudale de chaque moitié du cercle céphalique, mais un seul circuit impair et médian dont la portion moyenne est formée par la réunion des artères pseudobranchiales efférentes et dont les portions latérales sont constituées par les artères pseudobranchiales afférentes. Celles-ci se rattachent à la portion caudale du cercle céphalique, soit qu'elles naissent dorsalement sur ce cercle lui-même (*Esox*), soit ventralement sur la portion initiale de la première veine branchiale qui est un des vaisseaux constituants de ce cercle (*Salmo, Cyprinus*), soit à la fois sur ces deux origines (*Gadus*). La portion pseudobranchiale efférente de ce circuit constitue un arc de cercle médian placé au-dessous et en avant de l'extrémité antérieure du cercle céphalique et qui réunit les deux artères pseudobranchiales efférentes. Il faut ajouter — particularité extrêmement intéressante étant donné qu'elle existe dans les deux cas — que sur ce circuit de dérivation, qu'il soit double (Sélaciens) ou simple (Téléostéens), il naît toujours une artère, l'artère grande ophtalmique, qui se porte à l'œil où elle fournit un glomérule vasculaire considérable (glande choroïdienne) lorsque celle-ci existe, ou bien ne tarde pas à se déverser dans de grands sinus intra-orbitaires lorsque cette glande fait défaut (**Tretjakoff**). Ainsi, non seulement le circuit des vaisseaux pseudobranchiaux peut, grâce à la présence de la pseudobranchie elle-même, constituer une sorte de réservoir latéral susceptible de renfermer des quantités de sang très variables suivant le degré de réplétion des capillaires pseudobranchiaux, mais il a en outre une communication importante avec le système veineux par l'artère grande ophtalmique qui lui permet de décharger dans ce dernier (glande choroïdienne et sinus intra-orbitaires) une importante quantité du sang qu'il contient.

La disposition de ces vaisseaux rentre donc dans le cas des arrangements vasculaires en rapport avec la régulation de la pression sanguine soumise chez les Poissons à des variations brusques et étendues et sur lesquelles **Carrazzi** a attiré l'attention.

Les *fonctions de la pseudobranchie* sont encore loin d'être complètement élucidées.

1° Il est indubitable que la pseudobranchie joue temporairement un rôle respiratoire tant qu'elle est située sur le trajet du sang veineux apporté par l'aorte ventrale. Mais, dès qu'elle a perdu ces connexions, elle cesse de contribuer à la fonction respiratoire.

2° La pseudobranchie constitue un réservoir vasculaire sur le trajet d'un cercle artériel annexé au cercle céphalique et sert ainsi à la régulation de la pression sanguine. Elle peut prendre dans certains cas une fonction hématopoïétique et hématolytique.

3° Chez *Amia* et chez les Téléostéens, elle possède en outre la fonction de glande vasculaire sanguine, grâce à la couche de cellules acidophiles. Les expériences d'ablation bilatérale de cet organe réalisées par **Vialli** (1926, A) et qui lui ont montré une survie possible assez longue ne s'opposent pas absolument à cette idée. Elles indiquent seulement qu'il ne s'agit pas d'une glande ayant par exemple le pouvoir de neutraliser des toxines dont la présence serait incompatible avec la vie.

4° La pseudobranchie est-elle un organe rudimentaire? Sans doute, elle est originellement une hémibranchie développée dans la première poche branchiale qui perd ensuite tout rapport avec l'hématose, mais ceci ne veut pas dire qu'elle est un simple reste, un souvenir ancestral d'une branchie qui n'aurait plus de fonction. La pseudobranchie, en effet, s'étend parfois d'une manière assez considérable, par exemple chez la plupart des Acanthoptérygiens; d'autre part, son appareil vasculaire bien développé lui permet de jouer un rôle, soit dans la régulation sanguine, soit dans l'hématopoïèse et enfin elle peut avoir une valeur glandulaire. Tout cela n'est pas le signe d'une régression ou même d'une perte totale de fonction comme s'il s'agissait d'organe rudimentaire; c'est la marque d'arrangements nouveaux en rapport avec des conditions nouvelles, et si l'on réfléchit que la pseudobranchie peut agir de deux façons, comme glande endocrine et comme organe régulateur de la pression artérielle de la tête, on comprend bien que l'une de ces deux fonctions puisse disparaître sans entraîner pour cela sa disparition. On peut expliquer ainsi la grande différence de structure qu'elle présente entre les Téléostéens et les autres Pois-

sons. Chez les premiers, elle assure à la fois les deux rôles glandulaire et vasculaire; chez les seconds, elle assure seulement ce dernier.

Bibliographie.

1906. Agar, W. E. — The spiracular Gill Cleft in *Lepidosiren* and *Protopterus*. *Anat. Anz.*, Bd. XXVIII, p. 298-394.

1840. Alessandrini, A. — *Observationes supra intima branchiarum structura piscium cartilagineorum.*

1900. Allis, E. P. jr. — The pseudobranchial Circulation in *Amia calva*. *Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ontog.*, Bd. XIV.

1908. — The pseudobranchial and carotid Arteries in Gnathostome Fishes. *Ibid.* Bd. XXVII.

1911. — A) The pseudobranchial and carotid Arteries in *Polyodon spatula*. *Anat. Anz.* Bd. XXXIX.

1911. — B) The pseudobranchial and carotid Arteries in *Chlamydoselachus anguineus*. *Anat. Anz.*, Bd. XXXIX.

1912. — A) The pseudobranchial and carotid Arteries in *Esox*, *Salmo* and *Gadus*, together with a description of the Arteries in the Adult. *Amia*. *Anat. Anz.*, Bd. XXXXI.

1912. — B) The branchial, pseudobranchial and carotid Arteries in *Heptanchus* (*Notidamus*) *cinereus*. *Anat. Anz.*, Bd. XXXXI.

1912. — C) The branchial, pseudobranchial and carotid Arteries in *Raja radiata*. *Anat. Anz.*, Bd. XXXXI.

1914. — The pseudobranchial and carotid Arteries in *Ceratodus Forsteri*. *Anat. Anz.*, Bd. XXXXVI.

1827. Baer, C. E. (Von). — Ueber die Kiemen und Kiemengefässe in den Embryonen der Wirbelthiere. *Meckels Arch. Anat. Physiol.*, Bd. XII.

1882. Balfour, F. and Parker W. — On the structure of *Lepidosteus*. *Philos. Trans. of the R. Society, London.*

1925. Berrill, N. J. — The development of the Skull in the Sole and the Plaice. *Quarterly Journ. of microsc. Science*, Vol. LXIX.

1895. Bietrix, E. — A) Étude de quelques faits relatifs à la morphologie du système circulatoire à propos du réseau branchial des Poissons. *Thèse de Médec.*, Paris.

1895. — B) Quelques considérations sur les notions de lacune et d'endothélium en anatomie générale à propos du réseau vasculaire branchial des Poissons. *C. R. Soc. Philomatique.*, Paris, n° 8.

1905. Bietrix, E. et Fabre-Domergue. — *Développement de la Sole* (*Solea vulgaris*). Travail du Laboratoire de Zoologie maritime de Concarneau. Vuibert et Nony, édit., Paris.

1904. Bridge, T. W. — « *Fishes* » in « The Cambridge Natural History ».

1782. Broussonet, P. M. A. — *Ichthyologia*. Londres.

1785. — Mémoire pour servir à l'Histoire de la respiration des Poissons. *Mémoire Acad. des Sciences.*

1905. Carazzi, D. — Sul sistema arterioso di *Selache maxima* e di altri Squalidi (*Acanthias vulgaris*, *Mustelus vulgaris*, *Scyllium catulus*, *S. canicula*, *Squatina vulgaris*). *Anat. Anz.*, Bd. XXVI.

1902. Couvreur, E. — Sur le mécanisme respiratoire de la Torpille. *C. R. Soc. de Biol.*

1845. Cuvier, G. — *Leçons d'Anatomie comparée*, 2e édit., t. III (*Revu par Fr. Cuvier et Laurillard*).

1912. Danforth, Ch. — The Hearth and Arteries of *Polyodon*. *Journ. of Morphology*, Vol. XXIII.

1924. Derrien, E. et Turchini, J. — De la caractérisation cyto-chimique des enclaves albuminoïdes. *Bull. Soc. sc. méd. et biol. Montpellier*, 15 fév.

1886. DOHRN, A. — Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers XI. Spritzlochkiemen der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. *Mitt. aus der zoolog. Station. Neapel*, Bd. VII.

1882. DRÖSCHER. W. — Beiträge zur Kenntniss der histologischen Struktur der Kiemen der Plagiostomen. *Arch. f. Nat. Geschichte*, Jahrg. 48, Bd. I.

1922. DUBREUIL. — *Leçons sur les organes lymphopoïétiques, hématopoïétiques* et *hématolytiques.*

1902. FAUSSEK, V. — Beitrag zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. LX.

1901. GEGENBAUR, C. — *Verg. Anat. der Wirbelthiere.* Leipzig.

1901. GOETTE, A. — Ueber die Kiemen der Fische. *Zeitschrift f. wissensc. Zool.*, Bd. LXIX.

1922. GRANEL, F. — A) Structure et développement de la pseudobranchie des Téléostéens. *C. R. Acad. Sc.*, 7 août.

1922. — B) Signification morphologique de la pseudobranchie des Téléostéens. *C. R. Acad. Sc.*, 16 août.

1923. — A) Étude histologique et embryologique sur la pseudobranchie des Téléostéens (23 fig.). *Archives d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie.*

1923. — B) Sur la présence d'oxydases dans les cellules spécifiques de la pseudobranchie des Téléostéens. *C. R. Soc. de Biol.*, 10 mars.

1923. — C) La pseudobranchie de *Chrysophrys aurata. C. R. Assoc. des Anatom.*, 18e Réunion, Lyon.

1924. — Sur la branchie de l'évent (pseudobranchie) des Sélaciens. *C. R. Acad. Sc.*, 10 juin.

1926. — A) Signification morphologique et fonctionnelle de la pseudobranchie des Poissons. *C. R. Acad. Sc.*, 25 janvier.

1926. — B) Structure histologique de la pseudobranchie des Poissons. *C. R. Soc. de Biol.* 20 février.

1914. GRASSI, G. B. — Funzione respiratoria delle cosidetta Pseudobranchie dei Teleostei e altri particolari intorno ad esse. *Bios.*, Vol. II, Fasc. 1.

1907. GREIL, A. — Preparate eines Kiemenspalteorganes der Hyomandibul. Tasche einer *Ceratodus* jungesfisches von 62 mm. *Verh. Anat. Gesells*, 21e Réunion, Wurzbourg.

1913. — Entwickelungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefässystems von *Ceratodus Forsteri. Jenaische Denkschriften*, Bd. IV.

1901. HEDON, E. — Sur l'hémolyse par les glycosides globulicides et les conditions de milieu qui la favorisent ou l'empêchent. *Arch. Internat. de Pharmacodym. et de Thérapie.*, t. VIII et IX.

1888. HENNEGUY. — Recherches sur le développement des Poissons osseux. Embryogénie de la Truite. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, t. XXIV.

1906. HOCHSTETTER. — Die Entwicklung des Blutgefässystems. *Hertwig Handb. der Vergl. und exper. Entwickelungslehre der Wirbelthiere*, Bd. III. H2 Jena Fischer.

1896. HOFFMANN, C. K. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachier. *Morpholog. Jahrb.*, Bd. XXIV.

1838. HYRTL, J. — Beobachtungen aus den Gebiete der vergleichenden Gefässlehre. II. Ueber den Bau der Kiemen der Fische. *Medicinische Jahrbücher der K. K. oesterreichischen Staates.*, Bd. XXIV.

1858. — Das arterielle Gefässystem der Rochen. *Denk. der Akad. der Wissenschaften Wien. Math. nat. Wiss. Klas*, Bd., XV.

1872. — Die Kopfarterien der Haifische. *Ibid.*, Bd. XXXII.

1905. KELLICOTT, W. — The Development of the vascular system of *Ceratodus. Anat. Anz.*, Bd. XXVI.

1838. LEREBOULLET. — Anat. comp. de l'appareil respiratoire dans les Animaux vertébrés. *Thèse Sciences*, Strasbourg.

1884. MC KENZIE, B. A. — The blood vascular System ductless Glands and Urogenital System of *Amiurus catus. Proc. Canad. Institution.*, Vol. II.

1884. MAURER, F. — Ein Beitrag zur Kenntniss der Pseudobranchien der Knochenfischen. *Morphol. Jahrbuch.*, Bd. IX.

1888. — Die Kiemen und ihre Gefässe bei Anuren und Urodelen Amphibien und die Umbildung der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XIV.

1906. Mazza, F. — Sulle branchie supplementari di alcuni Ciprinodontini. *Atti del Congresso dei Naturalisti Italiani*, Milano.

1838. Meckel, J. — *Traité général d'Anatomie comparée*, Paris.

1902. Moroff, Th. — Ueber die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen. *Arch. für mikrosk. Anat. und Entwick.*, Bd. LX.

1904. — Ueber die Entwick. der Kiemen bei Fischen. *Arch. für mikrosk. Anat. und Entwick.*, Bd. LXIV.

1897. Müller, F. W. — Ueber die Entwicklung und morphologische Bedeutung der Pseudobranchie und ihrer Umgebung bei *Lepidosteus osseus. Arch. f. mikr. Anatom.*, Bd. XLIX.

1839. Müller, J. — Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. III. Fortsetzung. Ueber das Gefässystem. *Abhandl. der K. Akk. der Wissenschaften, Berlin aus dem Jahre* 1839.

1840. — Ueber Nebenkiemen und Wundernetze. *Arch. f. Anatomie.*

1844. — Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das naturlich System der Fische. *Abhandl. der K. Akk. der Wissenchaften, Berlin aus dem Jahre* 1844.

1920. Norris, H. W. and Sally, P. Hughes. — The spiracular sense-organ in Elasmobranchs, Ganoids and Dipnous. *Anat. Record.*, Vol. XVIII.

1905. Oppel, A. — *Lehrbuch der vergleichenden mikr. Anatomie der Wirbelthiere.* Bd. VI Atmungsapparat; Jena Fischer.

1908. Ostroumoff, A. — Zur Entwicklungsgeschichte der Sterlets (*Acipenser ruthenus*), IV. Das Gefässystem des Kopfes. *Zoolog. Anzeig.*, Bd. XXXII.

1926. Parat, M. — Mise en évidence du chondriome et des lipoïdes cellulaires. *Bull. Histolog. appliquée.*

1886. Parker, W. — On the blood vessels of *Mustelus antarcticus* : a contribution to the Morphology of the vascular System in the Vertebrata: *Philos. Trans. of the R. Society London*, Vol. CLXXVII.

1895. Pinkus, F. — Die Hirnerven des *Protopterus annectens. Morphol. Arbeit.*, IV.

1901. Plehn, M. — Zum feineren Bau der Fischkieme. *Zoolog. Anz.*, Bd. XXIV.

1921. Prenant, A. — Figure hémoglobinique de laquage dans le sang de la rate de Cheval. *C. R. Assoc. des Anatom.*, Paris.

1922. Prenant, M. — Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes. *Arch. de Morphol. géner. et expér.*

1924. — Études histologiques sur les peroxydases animales. *Arch. Morph. Gén. Exp.*, fasc. XXI.

1885. Ramsay Wright, R. — On the hyo-mandibular clefts and Pseudobranch of *Lepidosteus* and *Amia. Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. XIX.

1925. Ranzi, S. — A) Di un organo di senso derivato dal primo placode epibranchiale dei Selaci: *Rend. R. Acad. Naz. Lincei* (*Classe Sc. fis., mat. e nat.*) Seria 6, Vol. I.

1925. — B) Ancora dell' organo di senso derivato dal primo placode epibranchiale dei Selaci. *Ibid.*

1926. — L'organo di senso spiracolare dei Selaci. *Estr. dalle Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli.*, Vol. VII.

1832. Rathke, H. — *Anatomich. Physiol. Untersuchungen ueber den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere.* Riga und Dorpat.

1833. — A) *Entwickelungsgeschichte der Haifisches und Rochen. Beiträge zur Gesch. der Thierwelt*, Abt IV.

1833. — B) *System der vergleichenden Anatomie*, Halle.

1910. Rauther, M. — Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfischen. *Ergebnisse und Fortschrifte der Zoologie.*, Bd. II.

1881. Riess, J. A. — Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. *Troschel's Arch. f. Naturgess.*, Bd. I.

1812. Rosenthal. — *Ichthyotomische Tafeln.* Berlin.

1829. — Ueber die Strukture der Kiemen. *Verband der Geselchaft naturforsch Freunde zu Berlin.*

1789. SCHNEIDER. — *Historia piscium naturalis et literaria*, Lips., p. 280.
1926. TRETJAKHOFF, D. — Die orbitalen Venensinusse der niederen Wirbelthiere. *Morphol. Jahrb*, Bd. LVI, Heft III.
1923. TURCHINI, J. — Procédé de coloration vitale des globules rouges altérés et les indications qu'il peut fournir. *Bull. de la Société Zoologique de France*, t. XLVIII.
1831. VALENTIN. — *Répertoire d'Anatomie et de Physiologie.*
1923. VERNE, J. ET TURCHINI, J. — Sur l'histogénèse de l'appareil vasculaire érectile dans les corps caverneux de quelques Mammifères. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, t. LVII, fasc. II.
1908. VIALLETON, L. — Sur les arcs viscéraux et leur rôle topographique chez les Vertébrés. *Arch. d'Anat. microsc.* t., X. fasc. 1.
1911. — *Éléments de Morphologie des Vertébrés.* Paris, Doin.
1924. VIALLI, M. — A) Ricerche sulle pseudobranchie dei pesci. *Atti Soc. Ital. di Scienze naturali*, Vol. LXIII.
1924. — B) La pseudobranchia dello spiracolo nei Ganoidi e nei Selachi. *Natura*, Vol. XV.
1925. — A) La pseudobranchia di *Amia calva* e di *Lepidosteus osseus*. *Atti della Soc. Ital. di Scienze naturali*, Vol. LXIV.
1925. — B) Branchie e Pseudobranchie dello Storione. *Publ. della stazione Zoologica di Napoli*, Vol. VI, p. 201 à 222.
1926. — A) Le pseudobranchie dei pesci, (Con tav. I-II e 6 figure nel testo). *Arch. Ital. di Anat. e di Embriologia.*, Vol. XXIII, Fasc. I.
1926. — B) Ulteriore contributo alla conoscenza delle pseudobranchie dei pesci. *Publicazione della Staz. Zool. di Napoli.*, Vol. VII.
1890. VIRCHOW, H. — A) Ueber die Augengefässe der Selachier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefässen. *Arch. f. Anatomie und Physiol. abt Phys.*
1890. — B) Die Spritzlochkieme der Selachier. *Ibid.*
1890. — C) Ueber die Spritzlochkieme von *Acipenser* und ihre Verbindung mit den Kopfgefässen. *Ibid.*
1845. VOGT, M. C. — Quelques observations sur les caractères qui servent à la classification des poissons ganoïdes. *Annales des Sciences naturelles.*
1908. WINTREBERT, P. — Sur la première circulation du Cyprin doré, *Carassius auratus*. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXVII, et *Titres et Travaux*, p. 23.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE 1

CHAPITRE I. — *La Pseudobranchie des Sélaciens* 14
Le canal de l'évent 14
Description anatomique de la pseudobranchie 16
Anatomie microscopique et structure histologique 18
Corps caverneux de la pseudobranchie de *Scyllium catulus* . . 24
Rapports vasculaires de la pseudobranchie 31

CHAPITRE II. — *La pseudobranchie des Ganoïdes* 36
ACIPENSER :
Le canal de l'évent 37
La pseudobranchie 39
Rapports vasculaires de la pseudobranchie 41
POLYODON :
Le canal de l'évent 44
La pseudobranchie 44
Rapports vasculaires de la pseudobranchie 46
LEPIDOSTEUS :
Les feuillets branchiaux de l'opercule 47
Rapports vasculaires de la pseudobranchie 52
Structure de la pseudobranchie 53

CHAPITRE III. — *La pseudobranchie des Dipneustes* 54
CERATODUS 54
PROTOPTERUS 56
LEPIDOSIREN 58

CHAPITRE IV. — *La pseudobranchie des Téléostéens* 58
Constitution anatomique 58
Développement de la pseudobranchie; formation des lamelles pseudobranchiales 63
Structure histologique des lamelles pseudobranchiales achevées :
1° Lamelle vasculaire et ses dérivés 72
A) Lamelle vasculaire proprement dite ou réseau capillaire à pilastres 73
B) L'épithélium pseudobranchial 75
C) La lame cellulaire externe ou lame sous-épithéliale . . 90
2° Epithélium de surface 92
Valeur systématique de la pseudobranchie; absence de l'organe. 99
Lamelles pseudobranchiales et lamelles branchiales 100
Pseudobranchies enfermées : 105
1° La pseudobranchie du Ganoïde *Amia calva* 106
2° La pseudobranchie de *Cyprinus carpio* 112
Vaisseaux de la pseudobranchie chez les Téléostéens et chez *Amia calva* 119
Innervation de la pseudobranchie des Téléostéens 129

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSION 130

8998. — Coulommiers. Imp. PAUL BRODARD. — 6-27.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

PHYLLOPODES : ORGANISATION, DÉVELOPPEMENT ET CLASSIFICATION.

CYTOLOGIE DES CHAMPIGNONS.

Vu et approuvé :
Paris, le 1er Avril 1927.
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
CH. MAURAIN.

VU
et permis d'imprimer.
Le Recteur de l'Académie de Paris,
S. CHARLÉTY.

COULOMMIERS
Imprimerie Paul BRODARD.